Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 442	89 S.	Stuttgart, 15. 5. 1990

Der Kopf von *Hybophthirus notophallus* (Neumann) (Phthiraptera: Anoplura). Eine funktionsmorphologische und konsequent-phylogenetische Analyse

The Head of *Hybophthirus notophallus* (Neumann) (Phthiraptera: Anoplura). An Analysis of Functional Morphology and Phylogeny

Von Gert Tröster, Frankfurt/Main

Mit 29 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

1.) The skeleton, muscles, nervous and tracheal system of the head of *Hybophthirus notophallus* are investigated by use of microscopic sections.

2.) The „Grundplan" of the head of the Anoplura was reconstructed by morphological comparison.

3.) A hypothesis on the evolution of the piercing bristles is advanced (Chapter 9.2.).

4.) A functional analysis of the obturaculum, Pawlowsky's gland and piercer sheath shows how alteration of the volumne of the head capsule is accomplished while the piercing bristles are moved (9.1.).

5.) The labrum is mainly membranous. It forms the haustellum, sheltering the tips of the mouth parts and piercing bristles. At its rostral end the haustellum is prolonged to a short proboscis. The base of the proboscis is supported by a collar-like sclerite (3.4.).

6.) The clypeus is laterally bordered by the epistomal ridges. Its hind border is shown by the position of the frontal ganglion and the origins of the last muscles of the cibarium (3.1.1.).

7.) Between the frons, vertex and gena are no border lines. Their positions were deduced by the posture of the head, origins of muscles and the area of insertion of the antenna. The gena is extended distally and to the bottom side of the head. It is fixed to the postmentum and the extreme prolonged membrane between the pre- and postmentum (3.1.1.).

8.) The occiput shows a neck-like narrowing. The occipital apophyses project into the prothorax (3.1.1.).

9.) A gula is developed (3.1.1.).

10.) In opposition to all other Anoplura *Hybophthirus notophallus* possesses anterior and posterior tentorial arms. The tentorial bridge is lost (3.1.2.).

11.) An epistomal, pleurostomal, hypostomal and a flat occipital ridge ist present in the head. A strong epistomal knot is situated at the base of the anterior tentorial arm (3.1.2.).

12.) The occipital foramen is closed to a narrow passage by the obturaculum (3.2.).

13.) The antenna is five-segmented and bears a sensitive area at the tip of the last segment. The muscles of the scape originate at the anterior tentorial arm (3.3.; 8.1.).

14.) The mandible has two articulations and can be divided into two functional different parts. Its ventral part sticks to the prolonged membrane between the pre- and postmentum. Its dorsal part supports the blood conductor (galea) and is the rostral prolongation of the latter. The m. internus mandibulae ist lacking (3.5.; 8.3.).

15.) The maxilla consists of the stipe, galea and lacinia. The stipe is membranous and participates in forming the wall of the piercer sheath. The galea forms the blood conductor and leads the dorsal piercing bristle. The lacinia is reduced and lies in a duct, that connects the PAWLOWSKY's gland with the piercer sheath. It is moved by two muscles and serves as a valve (3.6.; 8.4.).

16.) The homology of the dorsal piercing bristle with the ventral part of the hypopharynx and of the ventral piercing bristle with the prementum of the „Grundplan" of the insects could be confirmed (3.7.).

17.) The prementum also forms a part of the piercer sheath (3.7.4.).

18.) The postmentum is fixed to the ventral head capsule. The membrane that connects the postmentum with the prementum is strongly elongated and closes the preoral cavity ventrally (3.7.).

19.) The dorsal part of the hypopharynx forms the roof of the piercer sheath and the bottom of the cibarium (3.4.).

20.) The dilatory muscles of the cibarium insert at a reduced „Pistill" on the roof of the cibarium (8.2.).

21.) The ventile of the salivary-glands is fitted out with muscles (8.5.).

22.) Process of piercing: By the morphological state it seems to be probable, that a functional connection exists between the piercer sheath, PAWLOWSKY's glands and the obturaculum. This functional complex supposes the protraction and the retraction of the piercing bristles in the following way. As the piercing bristles become protracted the piercer sheath becomes shortened caudally. Thus a part of the volume (air) of the piercer sheath becomes displaced and gets into the PAWLOWSKY's glands as the valve (formed by the lacinia) is opened. These puff up and compensate the shortened piercer sheath in the volume of the head. The retraction of the piercing bristles starts while the valve is still closed. By maximum contraction of the retraction muscles the base of the piercer sheath is pulled back half of the way to its rest position. By this the haemolymphe of the head compresses the air in the PAWLOWSKY's glands. If now the valves of the glands opens, the compressed air of the glands extend into the piercer sheath and pushes its base back to the rest position. Thus, the retractor muscles of the piercing bristles become folded as known from the rest position. The obturaculum closes the occipital foramen and makes the volume shifting in the head independent of the rest of the body (9.1.).

23.) Evolution of the piercing bristles: The mouth parts and piercing devices of *Hybophthirus notophallus* are primitive compared with the other Anoplura. They allow to advance the following hypothesis on the evolution of the piercing bristles of the Anoplura: The primary piercing device of the Anoplura was presumably the mandible. The piercing bristles consisting of the ventral part of the hypopharynx and the prementum are the secondary piercing devices of the Anoplura. Its evolution can be derived from its primary function, which was that of a salivary conduit-pipe serving for the primary piercing device (9.2.).

24.) Systematic conclusion: In many derived characters the „Grundplan" of the Anoplura corresponds to that stated for the Ischnocera and Rhynchophthirina. It can be supposed that the Anoplura, Ischnocera and Rhynchophthirina are more closely related within the Phthiraptera, opposed to the Amblycera as the sister group (9.3.).

Zusammenfassung

1. Der Skelett-Muskelapparat sowie Nerven- und Tracheensystem des Kopfes von *Hybophthirus notophallus* wurden mittels histologischer Schnitte untersucht.

2. Vergleichend-morphologisch wurde der Grundplan des Kopfes der Anoplura rekonstruiert.

3. Die Entwicklung der Stechborsten wurde anhand einer Hypothese erklärt (Kapitel 9.2.).

4. Überlegungen zur Funktion von Obturaculum, Lacinia-Drüse und Stachelscheide zeigen, wie die Volumenänderung innerhalb der Kopfkapsel während der Stechborstenbewegung bewältigt werden könnte (9.1.).

5. Das Labrum ist größtenteils weichhäutig. Es bildet das Haustellum, das die Spitzen der Mundwerkzeuge birgt und rostral zu einer kurzen Proboscis ausgezogen ist. Ein kragenförmiger Skleritrest stützt die Basis der Proboscis dorsal und lateral (3.4.).

6. Der Clypeus wird seitlich von den Epistomalleisten begrenzt. Seine Hintergrenze konnte durch die Lage des Frontalganglion, des Tentorioclypealligamentes und durch die Ursprünge der hintersten Dilatatoren des Cibarium festgestellt werden (3.1.1.).

7. Frons, Vertex und Gena sind nicht gegeneinander abgegrenzt. Ihre Lage wurde aus der Kopfhaltung, aus Muskelursprüngen und dem Insertionsfeld der Antenne erschlossen. Die Gena ist nach vorne und auf die Kopfunterseite ausgedehnt. Sie ist mit dem Postmentum und der stark verlängerten Membran zwischen Prae- und Postmentum verschmolzen (3.1.1.).

8. Das Occiput engt die Hinterkopfregion halsartig ein. Die Occipitalapophysen ragen bis in den Prothorax hinein (3.1.1.).

9. Eine Gula ist ausgebildet (3.1.1.).

10. Im Gegensatz zu allen anderen Anoplura hat *Hybophthirus* vordere und hintere Tentorialarme. Eine Tentorialbrücke fehlt (3.1.2.).

11. Im Vorderkopf ist eine Epistomal-, Pleurostomal- und Hypostomalleiste vorhanden. Im Hinterkopf verläuft eine flache Occipitalleiste. An der Basis der vorderen Tentorialarme liegt je ein kräftiger Epistomalknoten (3.1.2.).

12. Ein Obturaculum verschließt das Hinterhauptsloch bis auf einen engen Durchlaß (3.2.).

13. Die Antenne ist fünfgliederig und hat ein apikales Sinnesfeld. Die Muskeln des Scapus entspringen am vorderen Tentorialarm (3.3.; 8.1.).

14. Die Mandibel ist dicondyl. Ihr ventraler Abschnitt ist mit der verlängerten Membran zwischen Prae- und Postmentum verklebt. Ihr dorsaler Abschnitt stützt die Blutüberleitrinne (Galea) seitlich ab und verlängert sie rostral. Der M. internus mandibulae fehlt (3.5.; 8.3.).

15. Die Maxille besteht aus Stipes, Galea und Lacinia. Der Stipes ist membranös und am Aufbau der Wand der Stechborstenscheide beteiligt. Die Galea stellt die Blutüberleitrinne und führt das dorsale Stilett. Die Lacinia liegt im Ausführgang einer ausgedehnten Lacinia-Drüse, welche in die Stechborstenscheide mündet. Sie wird durch zwei Muskeln im Gang vor- und zurückbewegt und dient offenbar als Ventil (3.6.; 8.4.).

16. Die Homologie der dorsalen Stechborste mit dem ventralen Hypopharynx und der ventralen Stechborste mit dem Praementum des Insekten-Grundplanes konnte bestätigt werden (3.7.).

17. Das Praementum ist außerdem am Aufbau der Stechborstenscheide beteiligt (3.7.4.).

18. Das Postmentum ist mit der ventralen Kopfkapsel verschmolzen. Die Verbindungsmembran zwischen Prae- und Postmentum ist stark verlängert und verschließt die Praeoralhöhle ventral (3.7.).

19. Der dorsale Hypopharynx bildet das Dach der Stechborstenscheide und die Bodenwanne des Cibarium (3.4.).

20. Im Dach des Cibarium liegt ein Rudiment des „Pistill", an dem die Dilatatoren des Cibarium ansetzen (8.2.).

21. Das Speicheldrüsenventil ist mit einem Muskelpaar ausgestattet (8.5.).

22. Stechvorgang: Die morphologischen Befunde machen wahrscheinlich, daß zwischen Stechborstenscheide, Lacinia-Drüse und dem Obturaculum ein funktioneller Zusammenhang besteht, der sich folgendermaßen beschreiben läßt: Beim Ausfahren der Stilette wird die Stechborstenscheide caudal verkürzt. Der daraus verdrängte Teil ihres Inhaltes (Luft) gelangt in die Lacinia-Drüsen, die durch ein Ventil verschlossen werden. Bei der Retraktion der Stechborsten wird die Basis der Stechborstenscheide durch die maximale Verkürzung der Stechborstenretraktoren bis zur Hälfte ihres Weges in ihre Ruhelage zurückgezogen. Die Luft in den Laci-

nia-Drüsen wird komprimiert und dehnt sich nach dem Öffnen der Lacinia-Drüsenventile in die Stechborstenscheide hinein aus. Deren Basis wird dadurch nach hinten in ihre Ruhelage gedrückt. Das Obturaculum verschließt das Hinterhauptsloch und macht die Volumenverschiebung im Kopf vom restlichen Körper unabhängig (9.1.).

23. Ableitung der Stechborsten: Die Mund- und Stechwerkzeuge von *Hybophthirus* sind – bezogen auf die Anoplura – als ursprünglich anzusehen. Sie ermöglichen es, die folgende Hypothese zur Entwicklung der Stechborsten der Anoplura aufzustellen: Das primäre Stechwerkzeug der Anoplura war vermutlich die Mandibel. Die Stechborsten aus ventralem Hypopharynx und Praementum sind das sekundäre Stechwerkzeug der Anoplura. Ihre Entstehung leitet sich aus ihrer ursprünglichen Funktion als Speichelleitung für ein primäres Stechwerkzeug ab (9.2.).

24. Systematische Schlußfolgerung: Der Grundplan der Anoplura stimmt in zahlreichen abgeleiteten Merkmalen mit demjenigen der Ischnocera und Rhynchophthirina überein. Anoplura, Ischnocera und Rhynchophthirina bilden vermutlich eine engere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Phthiraptera, welcher die Amblycera als Schwestergruppe gegenüberstehen (9.3.).

Inhalt

1. Einleitung

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Psocodea an, die HERMANN WEBER begonnen hatte. Schon einmal wurde die Morphologie des Kopfes einer Laus *(Haematopinus suis)* untersucht; dabei sollte die Homologie der Mundwerkzeuge, speziell der Stechborsten geklärt werden (RAMCKE 1965). Frühere Untersuchungen (ENDERLEIN 1904, 1905; CHOLODKOVSKY 1905; SIKORA 1916; PEACOCK 1918; FLORENCE 1921; VOGEL 1921; FERNANDO 1934; STOJANOVICH 1945; FERRIS 1951; PIOTROWSKY 1953; YOUNG 1953; v. KÉLER 1961, 1962), in welchen Skelettstrukturen verglichen wurden, hatten keine befriedigenden Ergebnisse in dieser Frage erbracht. Erst als die Muskulatur und besonders deren Innervation berücksichtigt wurde, war eine Homologisierung der beiden Stechborsten mit dem ventralen Hypopharynx und dem Praementum des Insektengrundplanes möglich RAMCKE (1965).

Hilfreich war, daß die Verwandtschaft der Anoplura mit den Ischnocera, Rhynchophthirina und Amblycera erkannt wurde, die gemeinsam die Grüppe der Phthiraptera bilden (WEBER 1939). Übereinstimmungen im Kopfbau der Psocoptera, Amblycera und Ischnocera führten überdies zur Aufstellung der Unterordnung Psocodea (HENNIG 1953 = Psocoidea WEBER 1938). Dieses Taxon enthält die Gruppen Psocoptera, Amblycera, Rhynchophthirina, Ischnocera und Anoplura und gab dadurch dem Versuch der Homologisierung der Mundwerkzeuge der Anoplura eine neue Richtung, da nun der Vergleich mit wahrscheinlich nahe verwandten Gruppen möglich war. Die erste konsequent-phylogenetisch durchgeführte Analyse der Ver-

wandtschaftsverhältnisse ergab, daß die Psocodea und innerhalb dieser die Phthiraptera, monophyletische Gruppen sind (KÖNIGSMANN 1960).

Aus der Homologie der Stechborsten der Anoplura ergab sich die Frage, wie dieses komplexe Stechwerkzeug aus den einfacheren Strukturen in der Stammgruppe der Anoplura entstanden sein könnte und welche Voraussetzungen notwendig waren, um diesen Evolutionsprozeß zu ermöglichen. Zur Beantwortung dieses Fragenkomplexes steht uns ausschließlich rezentes Tiermaterial zur Verfügung. Fossile Anoplura sind nicht bekannt.

Zunächst wurde der ursprüngliche Zustand der zu Stechborsten umgeformten Mundgliedmaßen rekonstruiert und anschließend ihr mutmaßlicher Evolutionsprozeß geschildert. Ergänzend zu den morphologischen Befunden habe ich noch die Ergebnisse von RUDOLPH (1982 a, b, 1983) über Ort und Ablauf der aktiven Wasserdampfaufnahme der Psocodea in meinen weiteren Überlegungen berücksichtigt.

Die Ausgangsform der mutmaßlichen Entwicklungsreihe ist die letzte gemeinsame Stammart der Anoplura und ihrer Schwestergruppe. Um diese zu rekonstruieren, muß man die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phthiraptera kennen. Zur Beurteilung des evolutiven Niveaus der Merkmale bei dieser Stammart muß eine dritte Gruppe vergleichend herangezogen werden. Diese sollte die gemeinsame Schwestergruppe der Anoplura und ihrer nächstverwandten Gruppe sein. Dadurch kann die Lesrichtung der Abwandlungen festgestellt werden.

Die Systematik der Phthiraptera ist derzeit noch nicht befriedigend geklärt. Anoplura und Ischnocera bilden möglicherweise eine monophyletische Einheit, der die Amblycera als Schwestergruppe gegenüberstehen (KÖNIGSMANN 1960; LYAL 1985). Über die Stellung der Rhynchophthirina besteht weitgehend Uneinigkeit.

Hybophthirus bildet im Kopfbau ein „missing link" zwischen den Anoplura und den übrigen Phthiraptera (v. KÉLER 1962, 1966; RISLER 1965): Neben wohlausgebildeten Mandibeln hat *Hybophthirus* auch noch eine Lacinia, einen Laciniaprotractor, einen Muskel des Speichelventils, einen ventral offenen Speichelkanal und vordere und hintere Tentorialarme bewahrt. Der Ansatz des Cibarialdilatators ist demjenigen der ursprünglichen Amblycera und Ischnocera ähnlich.

Alle diese Merkmale sind bei den übrigen Anoplura vollständig reduziert oder verändert, dagegen aber bei primitiven Amblycera und Ischnocera in vergleichbarer Form vorhanden. Damit hat *Hybophthirus* einen primitiven Kopfbau innerhalb der Anoplura und kann für eine Rekonstruktion des Grundplans herangezogen werden. Dieser ist eine Voraussetzung zur Klärung des phylogenetischen Systems der Phthiraptera und zum Verständnis der Stechborstenentwicklung; außerdem ist er für die Erweiterung unserer Kenntnis des phylogenetischen Systems der Anoplura von großer Bedeutung. Der bislang letzte Beitrag zur Klassifikation der Familien der Anoplura (KIM & LUDWIG 1978) verdeutlicht, daß eine nach konsequent-phylogenetischen Gesichtspunkten erarbeitete Basis fehlt, um die relative Evolutionshöhe der benutzten Merkmale beurteilen zu können.

Zur Rekonstruktion des Grundplanes gehe ich im ersten Abschnitt der Arbeit folgendermaßen vor: Auf die detaillierte Beschreibung der einzelnen Kopfstrukturen folgt noch im selben Abschnitt der Literaturvergleich mit Arbeiten zur Kopfmorphologie der Psocodea. Dabei sind die folgenden Arbeiten maßgeblich herangezogen worden: Psocoptera (BADONNEL 1934, PRAWDIN 1932, RIBAGA 1901), Amblycera (BUCKUP 1959, STÖWE 1942, SYMMONS 1952, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965), Ischnocera (RISLER 1951, SYMMONS 1952, HAUB 1971) und Ano-

plura (HIRSCH 1986, v. KÉLER 1966, RAMCKE 1965, RISLER 1965, STOJANOVICH 1945). Diese finden an der betreffenden Stelle meistens keine zusätzliche Erwähnung mehr, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden. Am Ende eines jeden Abschnitts werde ich dann den Grundplan der betreffenden Struktur für die Anoplura angeben und soweit es die Literatur ermöglicht, auch für die anderen Gruppen der Psocodea.

In der abschließenden Diskussion werde ich zunächst den Grundplan hinsichtlich seines Informationsgehalts für das System der Phthiraptera prüfen. Insbesondere gehe ich der Frage nach der Schwestergruppe der Anoplura und der Stellung der Rhynchophthirina nach.

Im letzten Abschnitt wird auf der Grundlage der vorgeschlagenen systematischen Stellung der Anoplura im System der Phthiraptera versucht, ein Evolutionsmodell für die Entstehung der Stechborsten der Anoplura zu entwickeln.

2. Material, Technik und Abkürzungen

2.1. Material und Technik

Die Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus* (Neumann) lebt an den Haaren des Bauches und der Lenden- und Achselgegend des Erdferkels *(Orycteropus afer* Pall.). Dieses ist in fast ganz Afrika südlich der Sahara verbreitet, durch seine nächtliche Lebensweise jedoch nur selten zu beobachten.

Dank eines Stipendiums konnte ich mich von August bis Oktober 1984 in Kenia aufhalten. In diesem Zeitraum gelang es mir, eine größere Anzahl Läuse von einem Erdferkel in freier Wildbahn abzusammeln. Die gewonnenen Tiere habe ich an Ort und Stelle in alkoholischem Bouin fixiert und nach 24 Stunden in 70%igem Alkohol mehrmals ausgewaschen. Zum Transport wurden sie dann in 80%igen Alkohol überführt. Durch diese Behandlung war eine einwandfreie Erhaltung zur histologischen Bearbeitung garantiert.

Weitere Exemplare von *Hybophthirus notophallus,* die ich untersuchen konnte, stammten von einem Erdferkel aus Südafrika, zeigen aber keine morphologischen Unterschiede zu den Tieren aus Kenia.

Zum Vergleich zog ich *Pediculus humanus* L., *Phthirus pubis* (L.), *Linognathus setosus* (von Olfers) und *Trichodectes meles* (F.) heran.

Zur Anfertigung der Schnittserien in den drei Hauptebenen zur Kopflängsachse wurden die Läuse in „Durcopan“ eingebettet und mit einem Glasmesser zu Semidünnschnitten von 3 µm zerteilt. Anschließend wurden sie mit Methylenblau gefärbt und mit Malinol eingedeckt. Die Färbung hielt zwischen wenigen Wochen und mehreren Jahren. Die lichtmikroskopische Untersuchung wurde im Phasenkontrast durchgeführt, da nur dabei die feinen Nerven zu erkennen waren.

Für die Übersichtszeichnungen der äußeren Kopfkapsel verwendete ich in KOH mazerierte Köpfe, die mit Safranin O (LUDWIG & SCHMIDBAUER 1967) angefärbt waren, um äußere und innere Skleritstrukturen zu erkennen. Zur Rekonstruktion der Sagittal- und Dorsaleinsichten in die Kopfkapsel wurden vollständige Horizontal-, Sagittal- und Querschnittserien mit einem Zeichenspiegel (Fa. ZEISS) auf Transparentpapier übertragen und miteinander kombiniert.

Einzelheiten der sklerotisierten Strukturen der Kopfkapsel habe ich am Rasterelektronenmiskroskop untersucht. Dazu benutzte ich in KOH mazerierte Köpfe. Diese wurden über eine steigende Alkoholreihe in Xylol überführt und an der Luft getrocknet. Teilweise hatte ich sie vorher mit auf Streichhölzer montierten Minutienstiften zerlegt, um auch die in der Kopfkapsel verborgenen Stechborsten sichtbar zu machen.

In den in der Arbeit wiedergegebenen Abbildungen wurden bei den Sagittal- und Dorsaleinblicken in die Kopfkapsel die angeschnittenen Sklerite weiß gelassen und die angeschnittenen Membranen gestrichelt. Bei den Querschnittsbildern sind die Sklerite schwarz ausgefüllt und die Membranen gestrichelt; weiter Abstand der Striche bedeutet schwache, enger Abstand kräftige Membran. Das Kopflumen ist weit punktiert.

Die Nomenklatur der Muskeln habe ich aus v. KÉLER (1963) übernommen, wobei die veränderten Ursprungs- oder Ansatzorte unberücksichtigt blieben. Außerdem habe ich noch die

entsprechende Numerierung von MATSUDA (1965) in Klammern angefügt. Ließ sich ein Muskel mit dem Grundplan der Insekten nicht homologisieren, wurde die in der Literatur gängige Bezeichnung gewählt.

Bei Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen) bedanke ich mich an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und die Betreuung und Förderung meiner Arbeit. Für die gründliche Durchsicht des Manuskriptes und die vielen wertvollen Anregungen und Diskussionen bedanke ich mich ganz besonders bei Frau Dr. E. MICKOLEIT (Tübingen) sowie bei den Herren T. BELKACEME, Dr. M. S. FISCHER, Prof. W. MAIER, Prof. P. WENK (alle Tübingen) und Prof. H. RISLER (Mainz). Die Erdferkelläuse aus Südafrika erhielt ich von Herrn Prof. H. RISLER; Herr Prof. P. WENK überließ mir *Ph. pubis* und *P. humanus* und von Herrn E. WEBER (Tübingen) bekam ich *T. meles;* allen sei an dieser Stelle noch einmal herzlich gedankt. Die Arbeiten am REM wurden von Herrn H. SCHOPPMANN (Tübingen) ausgeführt, dem ich hiermit herzlichen Dank sagen möchte. Der Aufenthalt in Kenia wurde mir durch ein Stipendium des DAAD ermöglicht; die Arbeit vor Ort wurde durch die Universität von Nairobi und die National Museums of Kenia unterstützt.

2.2. Abkürzungen

Ant	Antenne
AntG	Antennenganglion
Ao	Aorta
Aom	Aortamuskeln
aSf	apikales Sinnesfeld der Antenne
Au	Auge
Auhü	Augenhügel
Br	Brücke der lateralen Skleritabschnitte im dorsalen Basalbereich der ventralen Stechborste
Call	Corpus allatum
Ccard	Corpus cardiacum
Chifa	Chitinfaden
Cib	Cibarium
Cibda	Palatum cibariale
Cibskl	Cibarialsklerit
ClLig	Clypealligament
Cl	Clypeus
CSO	Cibarialsinnesorgan
dApvSt	dorsales Apodem der ventralen Stechborste
Dev	Schlucktasche
DFüri	dorsale Führungsrinne der Stechborsten
dHsept	dorsales Horizontalseptum
dHyp	dorsaler Hypopharynx
Diaph	Antennendiaphragma
dLl	dorsale Längsleiste
dLStsch	dorsale laterale Längsleiste der Stechborstenscheide
dMdgl	dorsales (sekundäres) Mandibelgelenk
dMdk	dorsaler Mandibelkörper
dSt	dorsale Stechborste = Praementum
EpO I	Epipharyngalsinnesorgan I
EpO II	Epipharyngalsinnesorgan II
Epigl	Kehldeckel
Epskl I	Epipharyngalsklerit I
Epskl II	Epipharyngalsklerit II
EpL	Epistomalleiste
Epkn	Epistomalknoten (Trabeculum)
FK	Frontalkonnektiv
Fr	Frons
FrG	Frontalganglion

Fskl	Führungssklerite der dorsalen Basis der ventralen Stechborste (Praementum)
Füfa	Führungsfalte der Galea-Wand
Fulc	Fulcrum
Ga	Galea
Ge	Gena
GOcap	Grube der Occipitalapophyse
Haust	Haustellum
Haustz	Haustellumzähnchen
Hhl	Hinterhauptsloch
Hn	Reste der larvalen Häutungsnaht
hTA	hintere Tentorialarme
hTG	hintere Tentorialgruben
HTM	Längsmuskeln des Vorderpharynx (M 17)
HRS	Hypopharynxretraktorsehne
Hyst	Hypostoma
JO	Johnstonsches Organ
L	ventrales Sklerit des Stechborstenscheidenbodens
Lbr	Labrum
LbrG	Labralganglion
Lbrskl	Labralsklerit
Lac	Lacinia
Lacdr	Lacinia-Drüse
Lacdrg	Lacinia-Drüsengang
Lig	Ligament
Lim	Limes labialis
LStsch	Lateralleiste der Stechborstenscheide
LM	Längsmuskeln des Pharynx
LvTA	Lumen des vorderen Tentorialarmes
Max	Maxille
Md	Mandibel
MEpO I	Mündung des Epipharyngalsinnesorganes I
NAnt	N. antennalis
Nao	N. aorticus
Ncard	N. cardiacus
NFl	Nerv des Frontalganglion
NK	Nerv des Frontalkonnektiv
NLb	N. labialis
NLbr	N. labralis
NLd	Sensorische Nerven der Lacinia-Drüse
NMd	N. mandibularis
NMx	N. maxillaris
Nproc	N. procurrens
NR	Nahrungsrinne
Nrec	N. recurrens
NTK	Nerv der Tritocerebralkommissur
Obt	Obturaculum
Ocl	Occipitalleiste
Oes	Oesophagus
Oschlg	Oberschlundganglion
ovSkl	ovale Sklerite
Ped	Pedicellus
Phar	Pharynx
Pharz	Pharynx-Zähnchen
PlL	Pleurostomalleiste
Plst	Pleurostoma
Po	Porenplatte

Postm	Postmentum
Praem	Praementum
Prh	Praeoralhöhle
Prob	Proboscis
QM	Quermuskeln des Cibarium (M 16)
QuwMö	Querwulst über der Mundöffnung
RM	Ringmuskeln des Pharynx
Sal	Salivarium
Sca	Scapus
Schlk	Schlundkonnektive
SD	Stacheldrüse
Sklst	Skleritstab der Galea
SM	Muskelsehne
Spdrg	Speicheldrüsengang
Spv	Speicheldrüsenventil
Spka	Speichelkanal
Spkal	Speichelkanalleiste
Stb	Stechborstenbündel
Stip	Stipes
Stsch	Stechborstenscheide
Stschw	Stechborstenscheidenwand
Stü	rostrale, parabelförmige Stütze des Stechborstenscheidenbodens
Subg	Subgena (Pleurostoma + Hypostoma)
T1-9	Tracheenäste
Thkon	Thoraxkonnektiv
TK	Tritocerebralkommissur
Tor	Tormae
Uschlg	Unterschlundganglion
vApvSt	ventrales Apodem der ventralen Stechborste
vFa	Ventralfalte der Stechborstenscheide
vHsept	ventrales Horizontalseptum
vHyp	ventraler Hypopharynx = dorsale Stechborste
vLl	ventrale Längsleiste
vMbrw	ventraler Membranwulst
vMdgl	ventrales (primäres) Mandibelgelenk
vMdk	ventraler Mandibelkörper
vMPrh	ventraler Mündungsschlitz der Praeoralhöhle
vPrh	ventrale Praeoralhöhle
vSt	ventrale Stechborste = Praementum
vStLim	ventrale Stütze des „Limes labialis“
vSklvSt	ventrales Sklerit der ventralen Stechborste
vTA	vorderer Tentorialarm
vTG	vordere Tentorialgruben
I, II, III	Glieder der Antennengeißel.

3. Skelett und Kopfanhänge

3.1. Kopfkapsel

3.1.1. Außenskelett (Abb. 1, 2, 3)

An der Kopfkapsel von *Hybophthirus* fehlen alle äußeren Anzeichen von Mundwerkzeugen. Abgesehen von zwei kleinen Öffnungen der Praeoralhöhle ist sie rundherum geschlossen, leicht dorsoventral abgeflacht und spärlich mit Sinnesborsten besetzt. Die Öffnungen der Praeoralhöhle zeigen nach vorne, die Kopfhaltung ist prognath.

Von oben betrachtet hat die Kopfkapsel die Form eines Rechteckes, aus dem seitlich die konischen, nach vorne außen gerichteten „Augenhügel" (Auhü) hervortreten. Sie tragen jedoch keine Augen, wie WEBB (1948) irrtümlich annahm, sondern lediglich eine terminale Sinnesborste. Vor den „Augenhügeln" inserieren in einem großen Membranfeld die laterad gerichteten, 5gliedrigen Antennen ohne Gelenk.

Nach hinten verengt sich die Kopfkapsel abrupt zu einem schmalen „Hals". Er ist rundherum mit kleinen, regelmäßig angeordneten Vertiefungen übersät, die den inneren Anheftungsstellen des Obturaculum an der Kopfkapsel entsprechen. Unter jeder Vertiefung zieht ein tonofibrilläres Faserbündel durch die Cuticula, welches die sichere Befestigung des Obturaculum an der Kopfkapsel gewährleistet.

Auf der Dorsalseite des „Halses" liegen die rundlichen Öffnungen (GOcap; Abb. 1, 2), von denen aus sich die Occipitalapophysen (KIM & LUDWIG 1978) einstülpen. Diese reichen bis in den Prothorax und bieten dorsalen Kopfbewegern Ansatz. Innerhalb der Anoplura kommen außer bei *Hybophthirus* auch noch bei den Haematopinidae und den Microthoraciidae Occipitalapophysen vor (KIM & LUDWIG 1978).

Der dorsalen Kopfregion fehlen alle oberflächlichen Grenzmarken. Leisten, Muskel- und Ligament-Ursprüngen und die Häutungsnähte der Neaniden (v. KÉLER 1962) ermöglichen jedoch eine Unterteilung in die bekannten Kopfbereiche der Insekten.

Der Clypeus (Cl; Abb. 2) nimmt das vordere Drittel der dorsalen Kopfkapsel ein. Sein Caudalrand ist vom Ansatz des Tentorio-Clypealligamentes (ClLig; Abb. 1) (SYMMONS 1952) und dem Ursprung der hintersten Cibarialdilatatoren markiert und liegt auf der gedachten Verbindungslinie zwischen den beiden Antennen-Basen.

Seitlich begrenzen den Clypeus zwei kräftige Epistomalleisten (Epl; Abb. 1) [Clypeofrontalleisten bei *Ornithobius* HAUB (1971) und *Bovicola* RISLER (1951)], die nach hinten in die dorsalen Längsleisten (RISLER 1951) übergehen und auf Höhe des Hinterendes der Antennen verstreichen.

An der Spitze des Kopfes stößt der Clypeus an das Labrum (Lbr), welches er seitlich mit zwei nach ventral absteigenden Armen flankiert (Abb. 3). Auf ihnen steht beiderseits ein kräftiger, distad vorspringender Zapfen. Lateral von den Zinken des Clypeus liegen die vorderen Tentorialgruben (vTG; Abb. 3).

An den Clypeus schließt sich nach hinten die Stirn-Scheitel-Region (Fr; Abb. 2) an. Auf ihr entspringen die dorsalen Pharynxdilatatoren, der Mundwinkel-Retraktor und die Mandibel- und Epipharynx-Muskeln (Abb. 1). Bei den Neaniden ist hier die Y-förmige Häutungsnaht (Hn; Abb. 2) ausgebildet.

Die Kopfseiten werden wie üblich von den Genae (Ge; Abb. 2, 3) gebildet, die dorsal jedoch nicht gegen die Stirn-Scheitel-Region scharf abgegrenzt sind. Sie reichen rostral bis zur Kopfspitze und ventral bis auf die Unterseite der Kopfkapsel

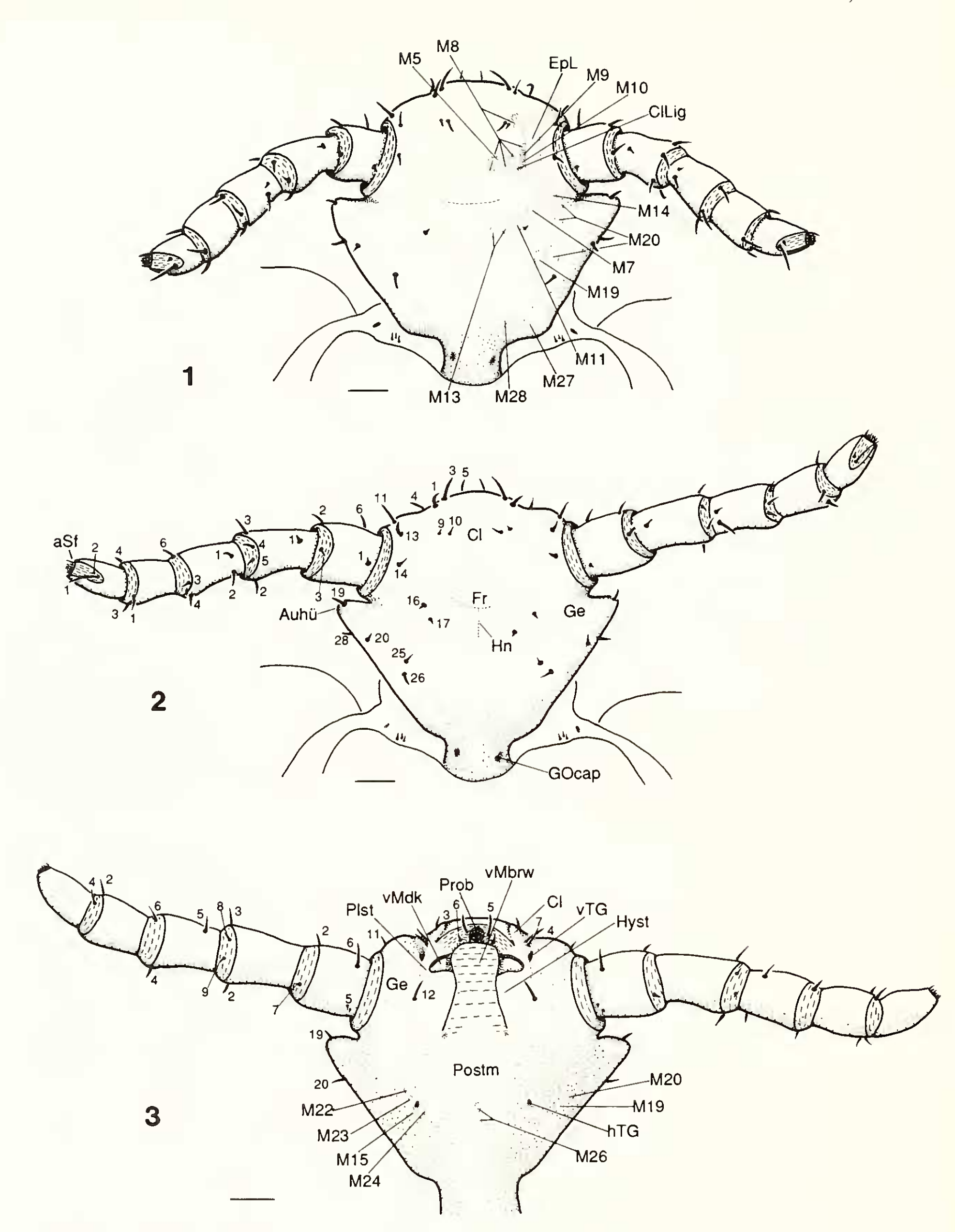


Abb. 1–3. *Hybophthirus notophallus;* Kopfkapsel. – 1. ♀, Dorsalansicht, Kopfmuskulatur und Peristomalleiste gestrichelt; – 2. ♂, Dorsalansicht; – 3. ♂, Ventralansicht, Ansatz der ventralen Kopfmuskeln gestrichelt. – Borstennomenklatur nach KIM & LUDWIG (1978). – Maßstab: 50 µm.

(Abb. 3). Dort treffen sie caudal auf kräftige Längsleisten (Ocl; Abb. 7), welche an ihrem Vorderende die hinteren Tentorialarme (hTA; Abb. 7) tragen. Rostroventral verschmilzt ein breiter, hypostomaler Randlappen (Hyst; Abb. 3) der Genae mit einem ventromedianen Membranwulst (vMbrw; Abb. 3) [Submentum und Praementum bei v. KÉLER (1966)] der Kopfkapsel. Das Hypostoma (Hyst; Abb. 3) überdeckt dadurch das hintere Mandibelgelenk, dessen Gelenkspalt jedoch am Vorderende des hypostomalen Randlappens nach außen führt (Abb. 16d).

Der rostrale, membranöse Median-Teil der ventralen Kopfkapsel (vMbrw) ist die Verbindungsmembran zwischen Post- und Praementum. Er endet caudal zwischen zwei seichten Gruben zu Beginn des zweiten Drittels der Kopfkapselunterseite (Abb. 3). Von diesen Gruben führen zwei kräftige Apodeme [vStLim, Abb. 7, 12, 16i, 17i; hintere Tentorialarme (RISLER 1965); Cardo-Gelenkkopf (v. KÉLER 1966)] ins Kopflumen und setzen seitlich am „Limes labialis" an (Abb. 9).

Caudal schließen sich das Postmentum (Postm; Abb. 3) und die Gula an den ventralen Membranwulst an. Postmentum und Gula sind zu einer einheitlichen Platte verschmolzen, die nahtlos in die caudoventrale Kopfkapsel eingefügt ist. Der Caudalrand des Postmentum wird durch die Lage der hinteren Tentorialgruben (hTG; Abb. 3) festgelegt und liegt bei *Hybophthirus* am Anfang des letzten Drittels der Kopfkapsel.

3.1.2. Innenskelett (Abb. 1, 4, 5, 6, 7)

Die Wand der Kopfkapsel ist auffallend dick, aber nur schwach sklerotisiert. Sie wird durch Leisten und Verdickungen der Cuticula verstärkt. Von den hinteren Tentorialgruben ziehen die wulstig verdickten Ventralleisten (Ocl; Abb. 7) der lateralen Kopfkapselwand schräg nach hinten oben zu den lateralen Hinterecken der dorsalen Kopfkapsel. Muskeln der Maxille, Mandibel und des Pharynx setzen an ihr an. Am vorderen Ende der Ventralleiste ragen die kurzen Stummel der hinteren Tentorialarme in die Kopfkapsel, an denen die ventralen Cibarial- (Hypopharynx-) Muskeln entspringen.

In der Spitze des Kopfes liegen lateral der Praeoralhöhle die mächtigen Epistomalknoten (Epkn; Abb. 4, 7, 16) (v. KÉLER 1957), die durch das Umbiegen der Peristomalleiste von der dorsalen auf die ventrale Kopfwand zustande kommen. Ihre nähere Entstehungsgeschichte und ihre Verteilung innerhalb der Phthiraptera hat v. KÉLER (1957) bereits ausführlich diskutiert.

Durch die Epistomalknoten hindurch stülpen sich die vorderen Tentorialarme (vTA) ins Kopflumen ein (Abb. 16 g–i, 17 f–i), deren Lumen als deutlicher Hohlraum durch die Epistomalknoten hindurch (Abb. 17 b–h) verfolgt werden kann. Das Ausmaß und die geschlechtsspezifischen Unterschiede der vorderen Tentorialarme von *Hybophthirus* wurde bereits beschrieben (v. KÉLER 1962). Aus dem Epistomalknoten ragt mediad der Condylus des sekundären Mandibelgelenks (dMdgl) hervor.

Caudad, auf der ventralen Kopfwand, setzt sich der Epistomalknoten (Epkn) in die Pleurostomalleiste (PlL; Abb. 7) fort, deren Ende durch die Gelenkpfanne des primären Mandibelgelenkes gekennzeichnet ist. Daran anschließend folgt die Hypostomalleiste, die in Richtung auf die hinteren Tentorialarme zieht und noch vor der Kopfmitte verstreicht. Dorsal des Epistomalknotens zieht die Epistomalleiste parallel der Kopfseitenkante nach hinten und endet auf Höhe des Frontalganglion (Abb. 2), ohne sich mit der Epistomalleiste der anderen Kopfhälfte zu ver-

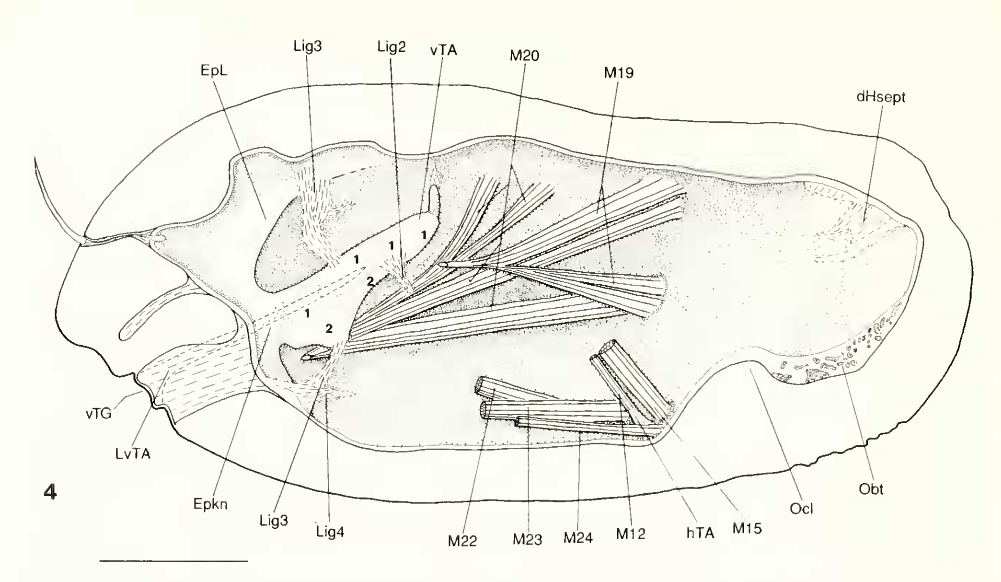


Abb. 4. *Hybophthirus notophallus;* Seitenansicht der aufgeschnittenen Kopfkapsel, Schnittführung weit lateral. – Maßstab: 100 µm.

binden. Die irrtümliche Deutung des Clypeus-Vorderrandes als Epistomalleiste der Anoplura (v. KÉLER 1962), wurde bereits von RAMCKE (1965) richtiggestellt.

3.1.3. Besprechung Kopfkapsel und Innenskelett (Abb. 8–10)

Die Kopfkapsel von *Hybophthirus* ist wie diejenige der Amblycera und Ischnocera prognath ausgerichtet. Nur die Psocoptera zeigen innerhalb der Psocodea noch die ursprüngliche orthognathe Kopfhaltung.

Der Clypeus von *Hybophthirus* ist gegenüber demjenigen der Ischnocera und Amblycera (Abb. 8) seitlich stark eingeengt und nicht mehr so auffällig vorgewölbt wie im Grundplan der Psocodea. Sein Hinterrand ist U-förmig gebogen. Bei den Ischnocera und den Amblycera greift der Clypeus auf die Ventralseite der Kopfkapsel über (Abb. 9–10). SYMMONS (1952) konnte deutlich machen, daß dies ein Grundplanmerkmal der Phthiraptera ist und mit dem mächtigen Cibarialdilatator in

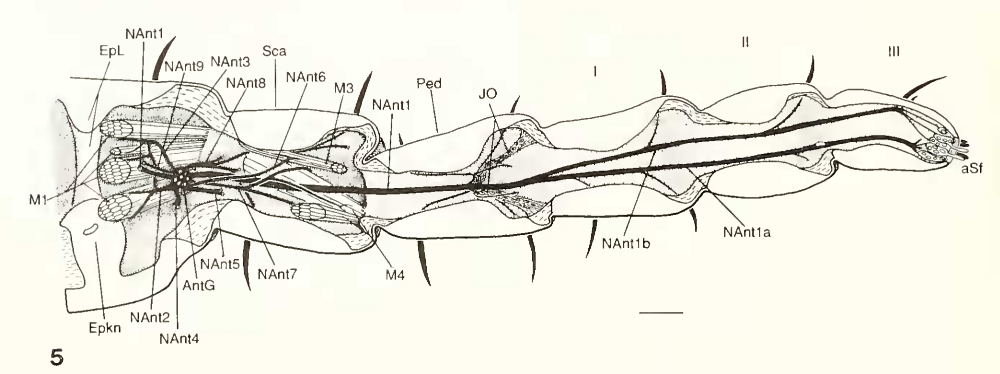


Abb. 5. *Hybophthirus notophallus;* rechte Antenne, Einsicht von caudal. – Maßstab: 50 µm.

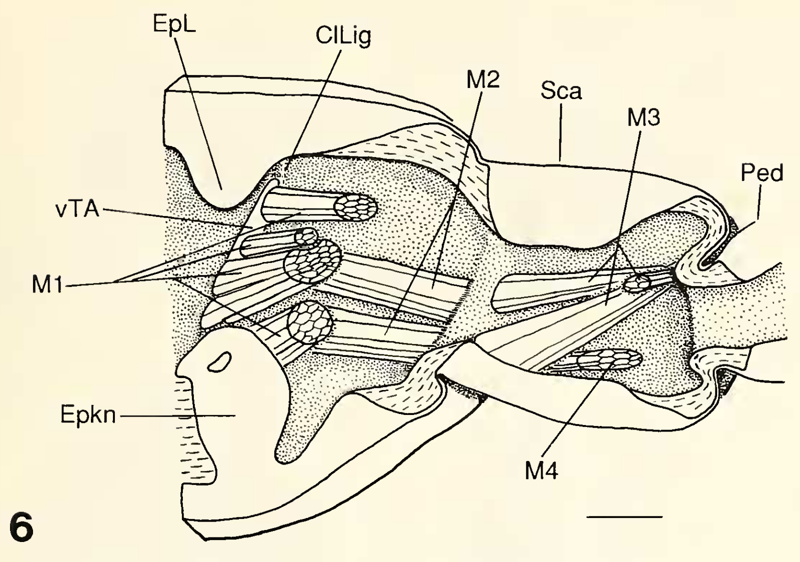


Abb. 6. *Hybophthirus notophallus;* Basis der linken Antenne, Einsicht von vorne. – Maßstab: 50 µm.

Zusammenhang steht. Bei *Hybophthirus* sind die ventralen Anteile des Clypeus bis auf die beiden rostralen Zinken, die das Labrum flankieren, reduziert.

Die Genae (Abb. 9) von *Hybophthirus* haben sich durch rostrale Ausdehnung seitlich über die Mundwerkzeuge nach vorne geschoben. Sie stoßen wie bei den Ischnocera und den Amblycera bei den vorderen Tentorialgruben an den Clypeus. Über den Genae ist die Frons an der rostralen Ausdehnung der seitlichen Kopfpartie beteiligt (Abb. 9). Der caudoventrale Rand der Genae von *Hybophthirus* ist, wie im Grundplan der Phthiraptera, mit dem Postmentum verwachsen (Abb. 10). Rostral davon verwächst ein hypostomaler Randlappen der Genae mit einem unpaaren medianen Membranwulst und verschließt die Praeoralhöhle von unten. Dabei verschmelzen Genae und Praementum-Basis. Diese Verschmelzung konnte bei allen bisher untersuchten Anopluren nachgewiesen werden und ist ein apomorphes Merkmal der Gruppe.

Bei den Ischnocera und Amblycera ist in beiden Kopfhälften eine durchgehende Verstärkungsleiste ausgebildet (Abb. 8–10). Sie setzt sich aus den Peristomalleisten, den Dorsalleisten (dLl) und den Vetralleisten (vLl) zusammen. Allen Phthiraptera fehlt die dorsale Querverbindung der Peristomalleiste, die im Grundplan der Insekten am Hinterrand des Clypeus die beiden spiegelbildlichen Schenkel der Epistomalleiste miteinander verbindet. Den Peristomalleisten schließen sich caudal die Dorsalleisten an, die möglicherweise den Frontalleisten homolog sind (SYMMONS 1952). Den Kreis schließen die Ventralleisten (Abb. 10), deren Homologie nicht geklärt ist. Sie können aus den Occipitalleisten, den Postoccipitalleisten oder aus einem Verschmelzungsprodukt der beiden hervorgegangen sein. Den Umkehrpunkt der Peristomalleisten von der dorsalen auf die ventrale Kopfkapsel markiert eine knotige Anschwellung, der Epistomal- oder Trabekelknoten. Diesen durchdringt der vordere Tentorialarm und ragt ins Kopflumen hinein. Auf den Leisten der ventralen Kopfkapsel stehen die hinteren Tentorialarme, welche die Grenze zwischen

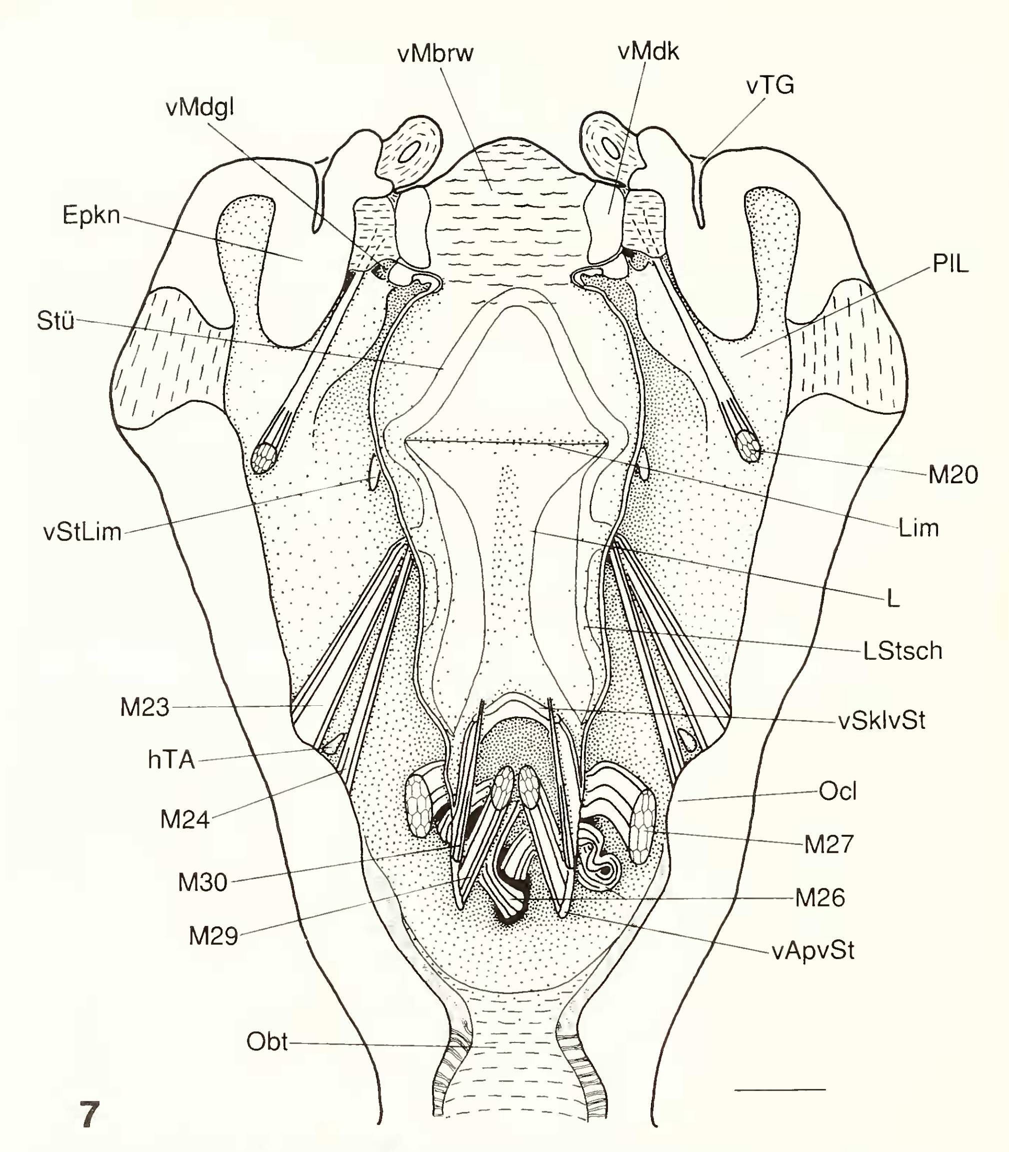


Abb. 7. *Hybophthirus notophallus;* Dorsaleinsicht in die ventrale Kopfkapsel, Stachelscheide aufgeschnitten und Stechborsten entfernt. – Maßstab: 50µm.

den Occipitalleisten und den Hypostomalleisten bilden (v. Kéler 1962). Große Abschnitte dieser Leisten sind auch noch bei *Hybophthirus* zu finden. Es fehlt der hintere Teil der Dorsalleisten zwischen dem Hinterrand der Antenne und dem Caudalrand der Kopfkapsel und die Verbindung der Ventralleisten mit der Peristomalleiste zwischen den hinteren Tentorialarmen und den verstreichenden Hypostomalleisten. Die Epistomalknoten sind bei *Hybophthirus* gut ausgebildet und tragen kräftige Apodeme, welche den vorderen Tentorialarmen der Ischnocera und Amblycera homolog sind.

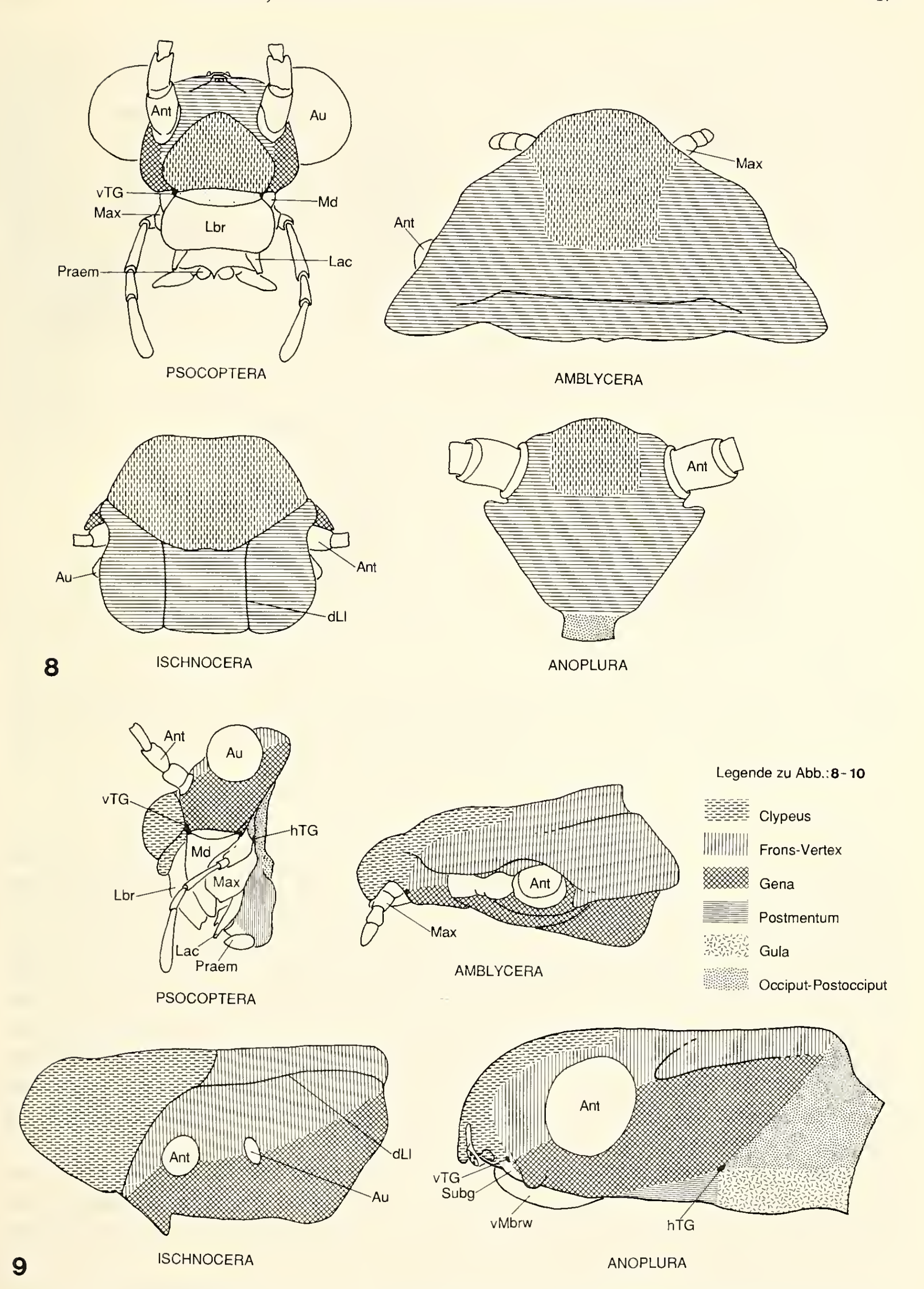


Abb. 8–9. Lage und Umfang der Kopfregion in den einzelnen Gruppen der Psocodea. – 8. Dorsalansicht, – 9. Lateralansicht. – Schematisch nach mehreren Autoren.

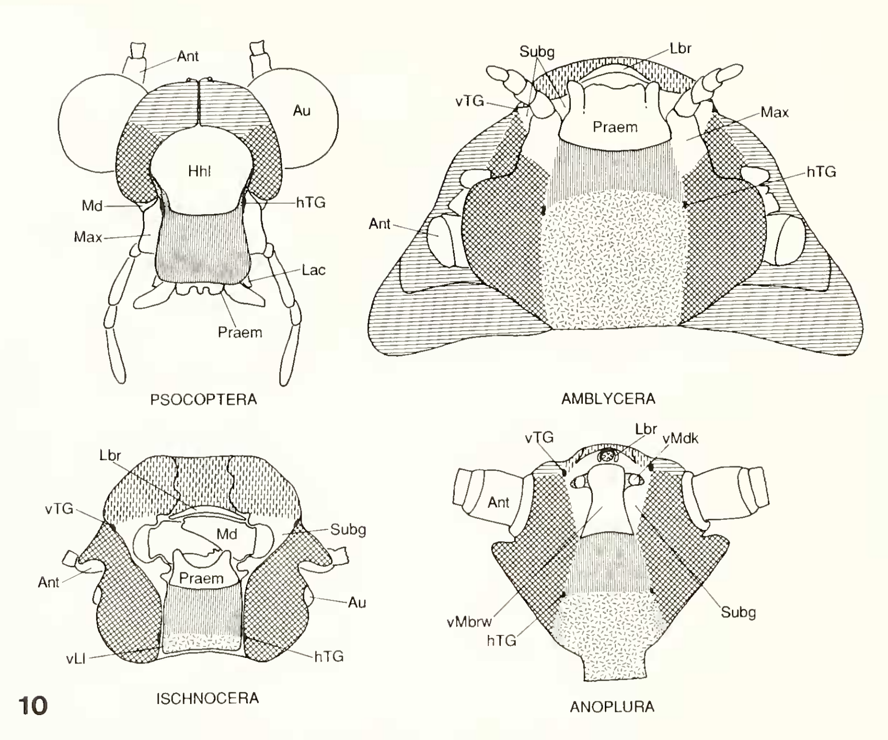


Abb. 10. Lage und Umfang der Kopfregion in den einzelnen Gruppen der Psocodea, Ventralansicht. – Schematisch nach mehreren Autoren.

Das Tentorium ist innerhalb der Phthiraptera nur bei den Amblycera vollständig erhalten. Bei den Ischnocera sind die vorderen von den hinteren Tentorialarmen getrennt. Die Tentorialbrücke verbindet bei den Ischnocera und Amblycera die beiden hinteren Tentorialarme miteinander. Bei *Hybophthirus* sind sowohl die Tentorialbrücke als auch die Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Tentorialarmen völlig reduziert, so daß alle vier Tentorialarme getrennt voneinander in die Kopfkapsel hineinragen. Die hinteren Tentorialgruben von *Hybophthirus* liegen wie bei den Ischnocera im hinteren Drittel der ventralen Kopfkapsel, bei den Amblycera sind sie über die Kopfmitte nach vorne gerückt. Daß die Amblycera darin gegenüber dem Grundplan der Phthiraptera abgeleitet sind, läßt sich aus dem eigenartigen Ansatz der vorderen Tentorialarme an der Tentorialbrücke schließen.

Occipitalapophysen kommen außer bei den Anoplura nur noch bei den Ischnocera und Rhynchophthirina (Weber 1969) vor. In allen betreffenden Gruppen setzen daran Kopfbeweger des Prothorax an. Demnach handelt es sich wahrscheinlich um eine Synapomorphie der angeführten Gruppen.

Die Kopfkapsel der bisher bekannten Anoplura-Arten ist stärker abgeleitet als bei *Hybophthirus*. Sämtliche Landmarken, die Anhaltspunkte für die Gliederung der Kopfkapsel geben könnten, sind reduziert. Die sehr große Übereinstimmung in verschiedenen Kopforganen zwischen *Hybophthirus* und den anderen Anoplura berechtigen jedoch dazu, den Grundplan der Kopfkapsel, wie er sich aus obigem Vergleich ergibt, für alle Anoplura anzunehmen.

Als wichtigste Grundplanmerkmale lassen sich zusammenfassen:
Im Grundplan der Phthiraptera ist die Kopfkapsel prognath. – Es ist eine sklerotisierte Gula ausgebildet. Bei den Amblycera ist die Gula sekundär nach vorne verlängert. – Das Postmentum der Phthiraptera ist fest mit der Kopfkapsel und der Gula verwachsen. – Die Kopf-Seitenwände werden von den stark erweiterten Genae gebildet. – Bei den Anoplura verwächst ein Teil der Subgena, das Hypostoma, mit der Basis des Praementum. – Die Peristomalleiste der Phthiraptera ist unterbrochen und lateral der Praeoralhöhle knotig verdickt. Bei den Anoplura fehlt die Frontalleiste und die Verbindung zwischen Hypostomalleiste und Occipitalleiste. – Das Tentorium ist im Grundplan der Phthiraptera vollständig erhalten. Bei den Ischnocera und Anoplura ist im Grundplan die Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Tentorialarmen reduziert. – Occipitalapophysen sind im Grundplan der Anoplura, Ischnocera und Rhynchophthirina ausgebildet, sie fehlen wahrscheinlich primär den Amblycera und somit im Grundplan der Phthiraptera.

3.2. Ligamente und Obturaculum (Abb. 1, 4, 12, 13, 16g, h, 20)

Die vorderen Tentorialarme sind durch die Clypealligamente (ClLig) an der dorsalen Kopfkapsel aufgehängt. – Von den Hinterecken des Fulcrum (Fulc) zieht ein Ligament (Lig 1) zu den Epistomalleisten am Kopfdach. – Ein weiteres Ligament (Lig 2; Abb. 4) verbindet die Vorderarme des Cibarialsklerites mit den vorderen Tentorialarmen. – Von der ventralen Kopfkapsel zieht ein Ligament (Lig 3; Abb. 4) zur Innenseite der vorderen Tentorialarme und an dieser entlang hinauf zum Kopfdach. Von dort zieht es laterad, hinter den Antennenmuskeln vorbei zur seitlichen Kopfkapsel, wo es unterhalb des Membranfeldes der Antennenartikulation ansetzt. – Der Boden der Praeoralhöhle wird durch zwei Paar langgestreckte Ligamentbänder am Kopfboden fixiert. Sie erstrecken sich von der hinteren Mandibelartikulation bis zum „Limes labialis“. Das innere Paar (Lig 5; Abb. 16 g–h) liegt im ventralen Membranwulst (vMrw) und verbindet die ventrale Kopfkapsel mit den Ventralleisten des Bodens der Praeoralhöhle. Das äußere Paar (Lig 4; Abb. 16 g–h) stellt eine Verbindung der Seitenkanten der ventralen Praeoralhöhle mit der Hypostomalleiste her und hat an seinem Hinterende eine Verbindung zum Ligament 3. – Ein weiteres Ligamentpaar (Lig. 6; Abb. 12, 13, 20, 24) zieht von der ventralen Kopfkapsel, etwa in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterende der Kopfkapsel, zu beiden Seiten der Stechborstenscheide nach hinten und verbindet sich mit dem Vorderrand des ventralen Horizontalseptum.

Das Obturaculum (Obt; Abb. 12, 13) von *Hybophthirus* verstopft wie ein Pfropf das Hinterhauptsloch. Da es durch die „Halsbildung“ ohnehin schon sehr eng ist, bleibt lediglich dorsal ein schmaler Durchlaß für die Tracheen, Aorta, Speicheldrüsengänge und den Oesophagus; die Thoraxkonnektive sind in das Obturaculum eingebettet. An der Kopfkapselwand ist das Obturaculum über die Epidermis aufgehängt und durch Tonofibrillenbündel fest mit der Cuticula verbunden.

Zwei horizontale Septen (dHsept, vHsept; Abb. 12, 13, 24) ziehen oberhalb und unterhalb des Oesophagus nach vorne. Sie sind seitlich an der Kopfkapsel und hinten am Obturaculum befestigt. Das dorsale horizontale Septum (dHsept; Abb. 12, 13) endet kurz vor dem Hinterende des Oberschlundganglion, welches über ein Ligament (Abb. 12) mit diesem in Verbindung steht. An den Seiten weicht das Septum den dorsalen Stechborstenretraktoren aus, indem es sich nach hinten faltet. Der

Hauptstamm der Kopftracheen ist über ein kurzes Ligament an diesem Septum aufgehängt. Das ventrale horizontale Septum (vHsept; Abb. 12, 13, 24) endet am Hinterrand des Unterschlundganglions (Abb. 24). An ihm sind das Thoraxkonnektiv und das Corpus allatum (Call) befestigt (Abb. 25).

Die Anordnung der Septen ermöglicht zusätzlich zum Obturaculum eine fast vollständige Abdichtung des Kopflumens vom Thorax. Dies ist für die Bewegungsweise der Stechborsten wichtig (siehe Kapitel 9.1.).

3.2.1. Besprechung Ligamente und Obturaculum

Alle Ligamente außer Lig 6 sind auch bei *Haematopinus* vorhanden und können wohl zum Grundplan der Anoplura gerechnet werden. Lig 2 und Lig 3 sind sowohl bei den Ischnocera als auch bei den Amblycera vorhanden. SYMMONS (1952) beschreibt sie als Neuerwerbung der beiden Gruppen. Da sie auch zum Grundplan der Anoplura gehören, sind es synapomorphe Merkmale der Phthiraptera. Zum Grundplan der Phthiraptera gehören zwei weitere Ligamente (SYMMONS 1952). Das „Ligament of DENIS" tritt nur noch bei den Amblycera auf, und das „Tentorio-Hypopharyngal-Ligament" findet man bei den Amblycera und den Ischnocera.

Ein Obturaculum kommt nur bei den Ischnocera, Rhynchophthirina und Anoplura vor. Offenbar entsteht es aus dem Bindegewebe, welches die Kopfganglien umgibt (SYMMONS 1952). Seine Funktion ist bei den Ischnocera und Rhynchophthirina unbekannt. Bei den Anoplura ist es vermutlich in den Funktionskomplex der Stechborstenbewegung integriert (siehe Kapitel 9.1.). Aufgrund seiner gleichen Lage und seines übereinstimmenden Aufbaues halte ich es für eine Synapomorphie der Ischnocera, Rhynchophthirina und Anoplura.

3.3. Antennen (Abb. 5, 6, 11)

Die 5gliedrigen Antennen von *Hybophthirus notophallus* bestehen aus Scapus (Sca), Pedicellus (Ped) und einer dreigliedrigen Geißel (I, II, III). Sie inserieren in einem Membranfeld an der seitlichen Kopfkapsel. Die Antennen der Weibchen (Abb. 1) sind durchschnittlich um 1/6 kürzer als diejenigen der Männchen (Abb. 2), wobei sich diese Verkürzung auf alle Glieder gleichmäßig verteilt. Die Wand der Antennenglieder ist dick und die sie verbindenden Membranen etwa halb so dick wie diese. Jedes Glied ist mit taktilen Sinneshaaren besetzt, welche sich auf ihre Basis und die Verbindungsmembranen verteilen. An der Spitze des letzten Geißelgliedes stehen 12 Sinneshaare vom Typ der Sensilla chaetica und Sensilla trichodea (SNODGRASS 1935) in einem Membranfeld (aSf). Sie dienen der Aufnahme chemischer und mechanischer Reize.

An der Wand des Pedicellus und an der Pedicellus-Muskulatur ist jeweils ein Diaphragma befestigt. Diese ziehen gemeinsam zur Antennenspitze. In der Mitte des Pedicellus treffen sie sich (Diaph; Abb. 11) und legen sich zu einem Schlauch zusammen. Beim Übergang in die Antennengeißel verbindet sich der Schlauch mit der Seitenwand der Antenne und führt so bis ins letzte Geißelglied, wo er offen endet. Vermutlich handelt es sich bei diesem Schlauch um ein Antennengefäß zur Versorgung der Sinneszellen in der Antennenspitze mit Haemolymphe, wie es von den Psocoptera her bekannt ist (BADONNEL 1935). Die Pumpbewegungen könnten dabei gleichzeitig mit der Geißelbewegung von der Pedicellusmuskulatur ausgeführt

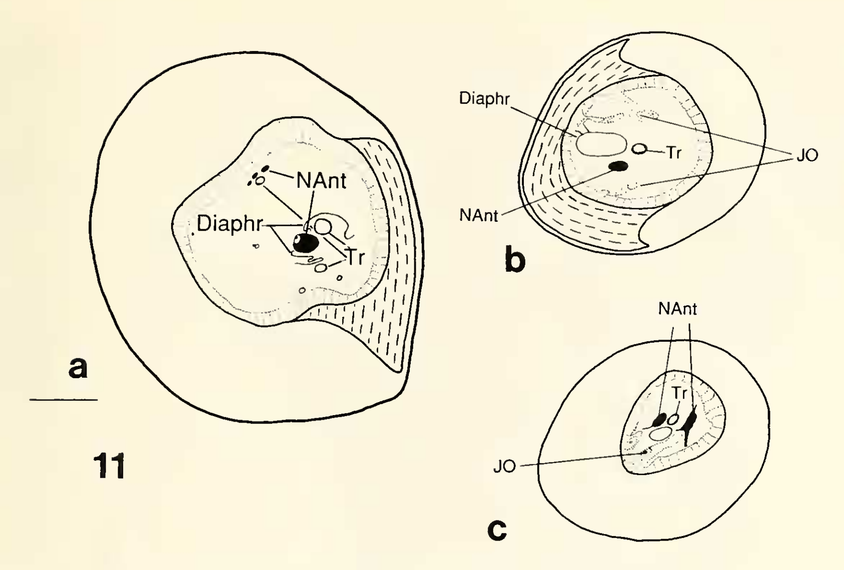


Abb. 11a–c. *Hybophthirus notophallus;* Querschnitte durch den Pedicellus der Antenne. – In der Folge von proximal (a) nach distal (c). – Maßstab: 20 µm.

werden. Anderseits könnte man sich auch vorstellen, daß durch die Befestigung des Schlauches an der Antennenwand, der Zug der Pedicellusmuskulatur auf die Antennengeißel übertragen wird.

3.3.1. Besprechung der Antennen

Die Antenne der Anoplura gleicht in ihrem Bau derjenigen der Rhynchophthirina und weiblichen Ischnocera. Die männlichen Ischnocera haben die Antenne zu einem Klammerorgan, welches sie bei der Begattung einsetzen, umgewandelt. Bei den Amblycera ist die 3gliedrige Geißel zu einer Keule umgebildet. Bei allen Phthiraptera befindet sich an der Spitze der Antenne ein Membranfeld mit einer unterschiedlichen Anzahl Sinnesstifte. Ob die homonom segmentierte oder die keulenförmige Geißel dem Grundplan der Phthiraptera zukommt, kann vorerst nicht entschieden werden.

Bei *Hybophthirus* und *Haematomyzus* (WEBER 1969) ist das Johnstonsche Organ einfach gebaut. Beide Arten haben ein Diaphragma, welches ich mit dem Antennengefäß der Psocoptera homologisiere. Möglicherweise besitzen sie die ursprünglichsten Antennen innerhalb der Phthiraptera.

3.4. Labrum, Epipharynx, Praeoralhöhle und Pharynx (Abb. 3, 12, 13, 14, 15, 16, 17)

Das Labrum (Lbr; Abb. 3, 16 a–c, 17 a–c) schließt sich dem Clypeus rostrad an und wird von ihm umfaßt. Es besteht größtenteils aus einer kräftigen Membran, deren Seitenränder nach ventral übereinandergeschlagen sind (Abb. 16 a–c, 17 a–c). Die Innenwand des Labrum bildet einen röhrenförmigen Tunnel, das Haustellum (Haust; Abb. 12, 16 a–c, 17 a–c) (v. KÉLER 1966), welches zu einer kurzen Proboscis (Prob; Abb. 3, 12) ausgezogen ist. Das Hinterende des Haustellum liegt in der Praeoralhöhle. Sein Mündungsrand, an der Spitze der Proboscis, ist mit einer Anzahl

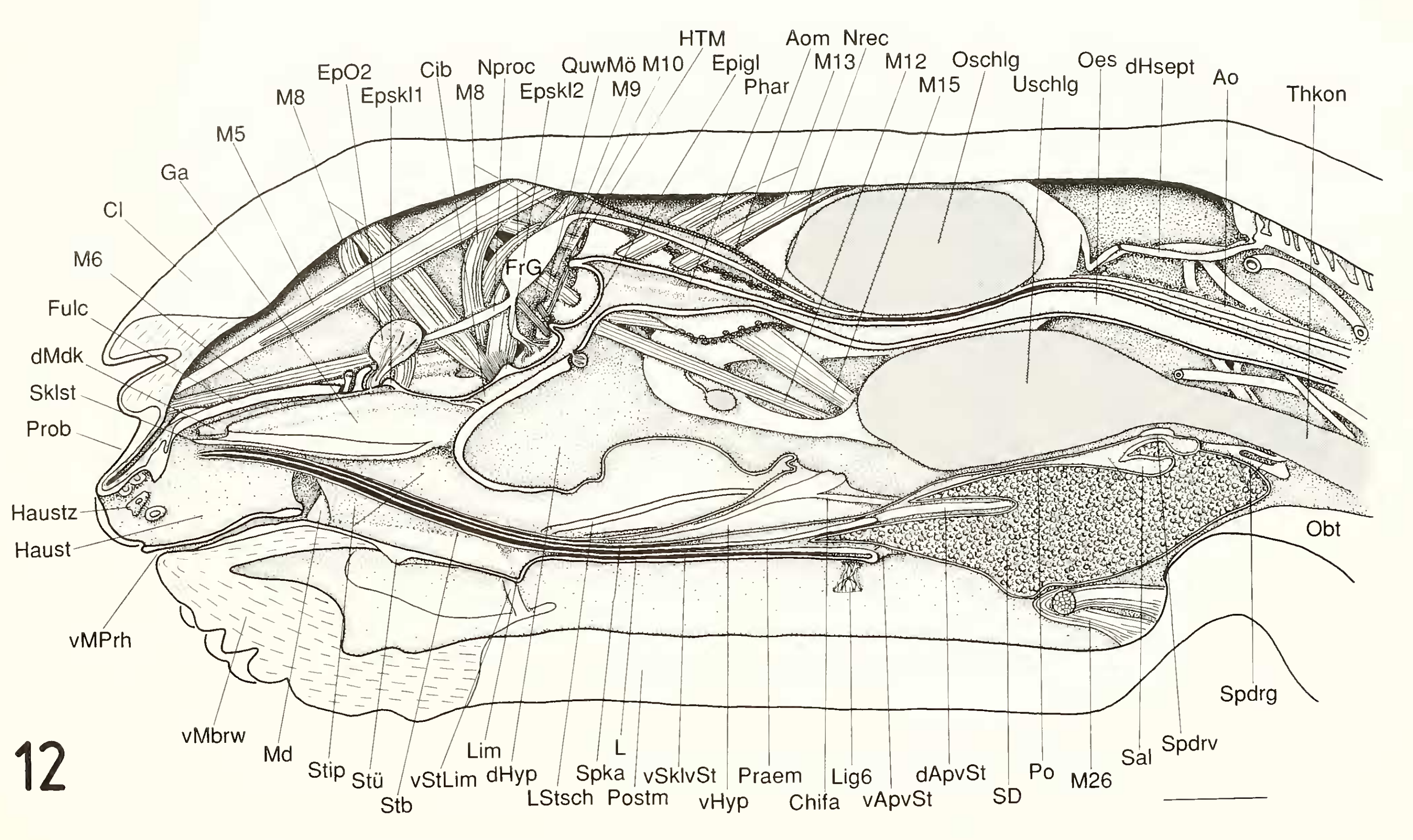


Abb. 12. *Hybophthirus notophallus;* Seitenansicht der median aufgeschnittenen Kopfkapsel. – Maßstab: 50 µm.

kräftiger Chitinzähne (Haustz; Abb. 12) bewehrt. Dorsal und lateral umfaßt das bogenförmige Labralsklerit (Lbrskl; Abb. 14) die Proboscis. Es trägt 4 lange, nach vorne abstehende Setae (Abb. 3; Seta 5 und 6).

Das Haustellum birgt die Spitzen der Mandibeln, Galeae und Stechborsten. In sein Dach, die mediane Innenwand des Labrum (medianer Epipharynx), ist ein Sklerit (Fulcrum, Fulc; Abb. 14, 16 a–f, 17 a–f) eingelassen. Dieses verbreitert sich caudal. Seine Hinterecken sind nach schräg hinten außen ausgezogen, so daß in Aufsicht das Fulcrum einer Pfeilspitze gleicht. Zwei Öffnungen für die Epipharyngalsinnesorgane I und II (EpO I, EpO II; Abb. 14) liegen kurz vor und direkt am Hinterrand in der Mittellinie des Fulcrum. Mit seinem schmalen Vorderende steht es über einen semimembranösen Steg mit dem hintersten oberen Zahn der Proboscis in Verbindung (Abb. 14).

Vom ventrolateralen Hinterrand des Hausstellum ragen beiderseits Apodeme (Tormae, Tor; Abb. 13, 16c, 17c) in das Kopflumen hinein.

Vom Hinterrand des Fulcrum bis zur anatomischen Mundöffnung unterhalb des Frontalganglions erstreckt sich das weichhäutige Dach des Cibarium (Palatum cibariale, Cibda; Abb. 14, 16f). Entlang seiner Mittellinie sind zwei Sklerite eingesprengt. Ein kleineres am Vorderrand (Episkl I; Abb. 12, 14, 16e, 17f), das stumpfkegelig in die Nahrungsrinne (NR) vorspringt (Abb. 16e) und ein großes, welches von der Mitte des Cibariumdaches bis fast an dessen Hinterrand reicht (Episkl II; Abb. 12, 15, 16g).

Die Praeoralhöhle ist durch den ventralen Membranwulst (vMbrw), der mit dem Kopfrand und dem ventralen Mandibelkörper (vMdk) verwachsen ist ventral verschlossen (Abb. 3). Ihre Verbindung zur Außenwelt besteht aus dem Haustellum-Tunnel und einer horizontal schlitzförmigen Öffnung unterhalb des Haustellum (vHPrh; Abb. 12). Sie befindet sich zwischen den Außenseiten der ventral übereinandergeschlagenen Seitenabschnitte des Labrum und dem ventralen Membranwulst der Kopfkapsel. Beide Begrenzungsflächen liegen sehr dicht aufeinander und zeigen eine schuppenförmige Oberflächenstruktur. Vermutlich ist diese Öffnung zumindest zeitweise verschlossen.

Über dem Hypopharynx differenziert sich der Mundvorraum (Prh) in ein Cibarium (Cib; Abb. 12, 13, 14, 15, 16g, 17g), das in einem Winkel von ca. 45° zur Mundöffnung ansteigt. Sein wannenförmiger Boden (Cibskl; Abb. 17e–g) wird aus einem einheitlichen Sklerit des Hypopharynx-Daches gebildet. Dieses ist nur in seiner Mittellinie durch eine unpaare, runde Öffnung unterbrochen, durch welche ein Sinnesorgan (CSO; Abb. 12, 15) mit dem Cibarium in Verbindung steht. Am Hinterrand des Cibarium stützen zwei kurze Arme die Mundwinkel. Die Lateralränder der Wanne sind nach innen umgeschlagen. Hier setzt das membranöse Gaumendach (Cibda; Abb. 14, 16f, 17i) an.

Die anatomische Mundöffnung wird markiert durch einen kräftigen Querwulst des Palatum (QuwMö; Abb. 12, 15), der sich quer über das Hinterende der Cibarium-Wanne (Cibskl) legt und an dem von vorne her das Gaumendach (Cibda) ansetzt. Hinter der Mundöffnung erweitert sich der Nahrungskanal zu einem kräftigen Pharynx (Phar; Abb. 12, 14, 15). Seine Dorsalwand steigt zunächst steil nach oben in Richtung Frontalganglion (FrG) an und bildet einen Kehldeckel (Epiglottis, Epigl; Abb. 12, 15) (Weidner 1972), der sich bis zum Boden des Pharynx vorwölbt (Abb. 15). Über dem Kehldeckel erweitert sich der Pharynx zu einer Schlucktasche, deren Vorderende sich über den Kehldeckel nach vorne schiebt. Die Wände des Pha-

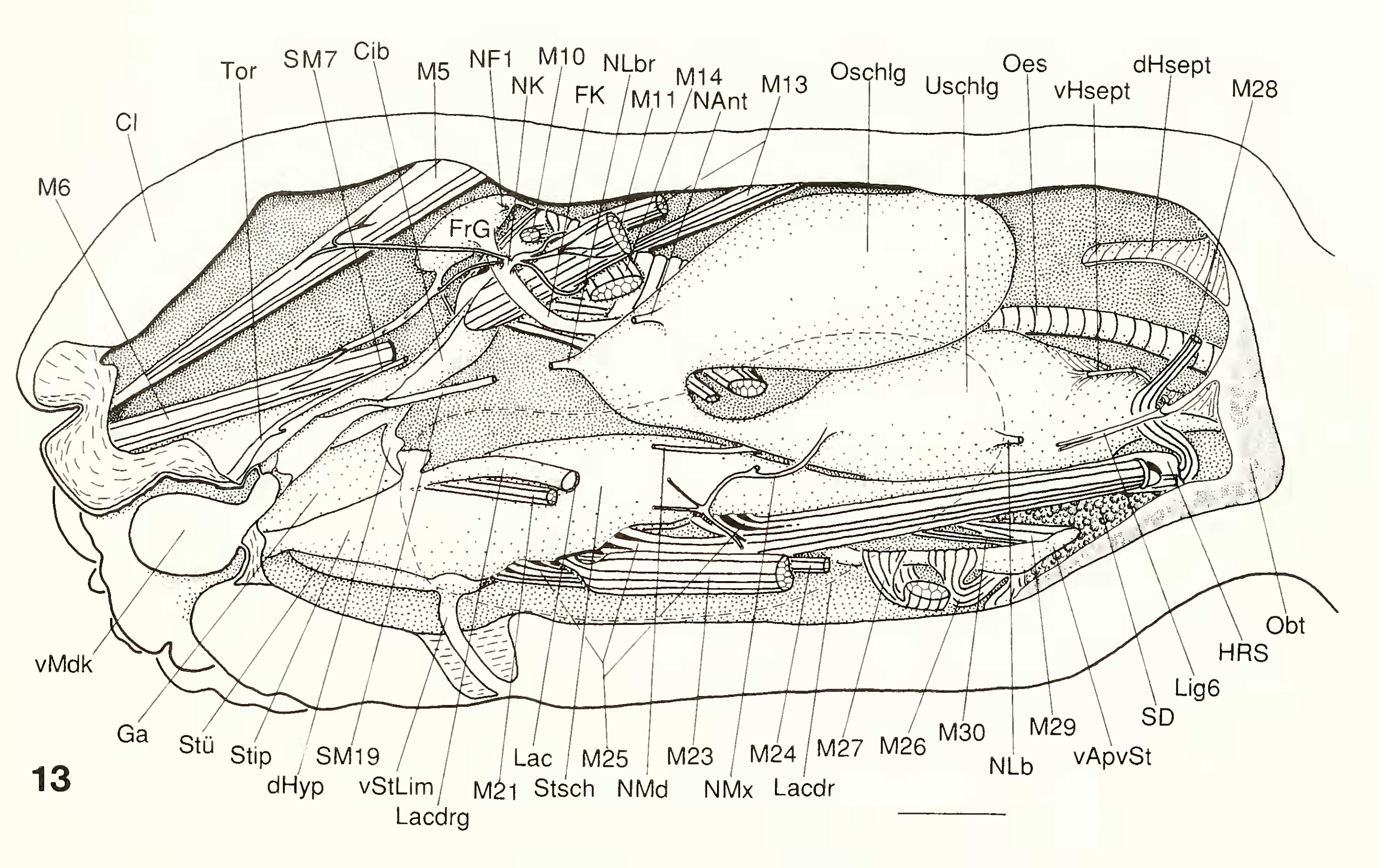


Abb. 13. *Hybophthirus notophallus;* Seitenansicht der aufgeschnittenen Kopfkapsel, Schnittführung parasagittal. – Maßstab: 50 µm.

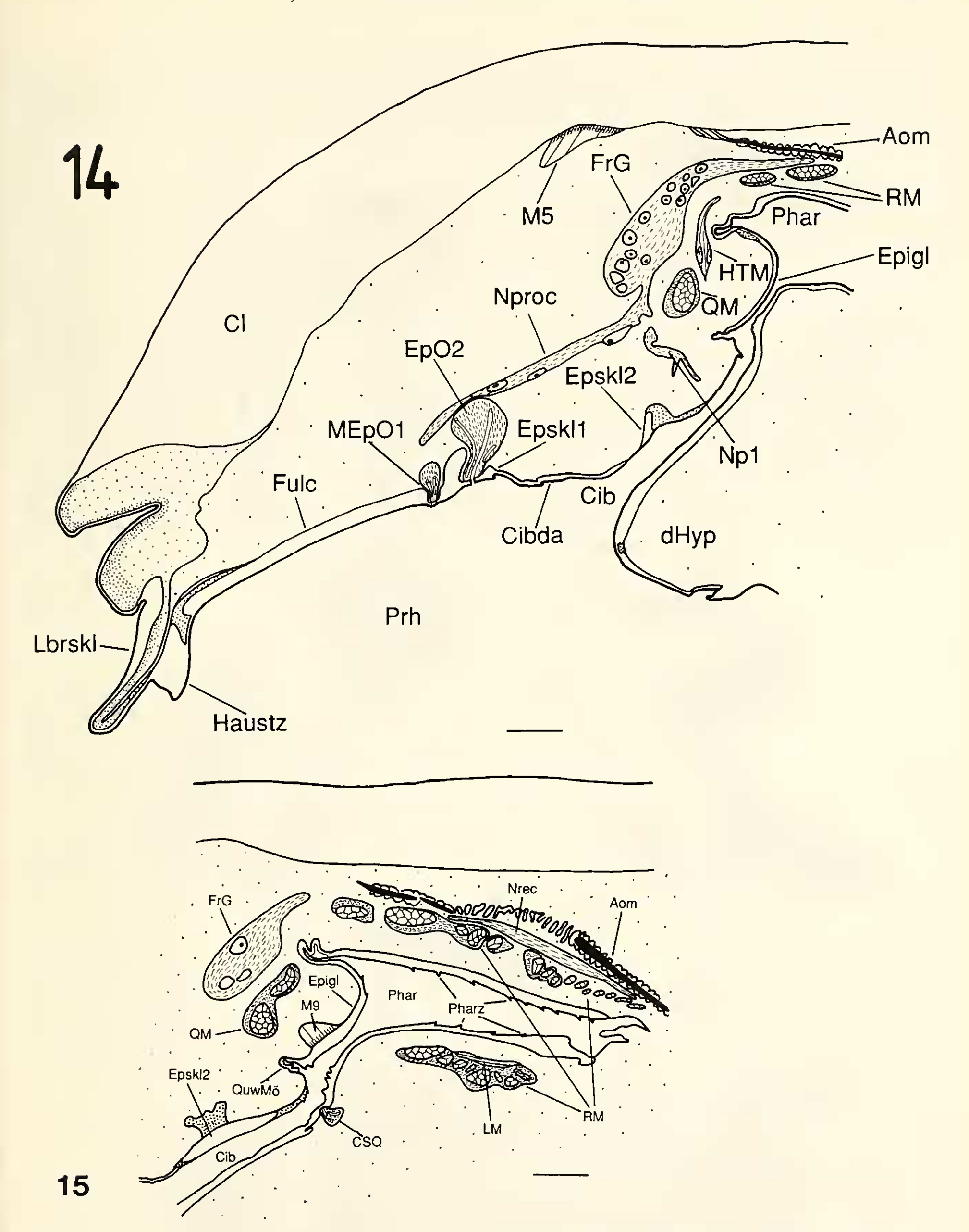


Abb. 14–15. *Hybophthirus notophallus;* Ausschnitt aus einem medianen Sagittalschnitt. – 14. Dorsaler Vorderkopf, – 15. Pharynx und Cibarium. – Maßstab 20 µm.

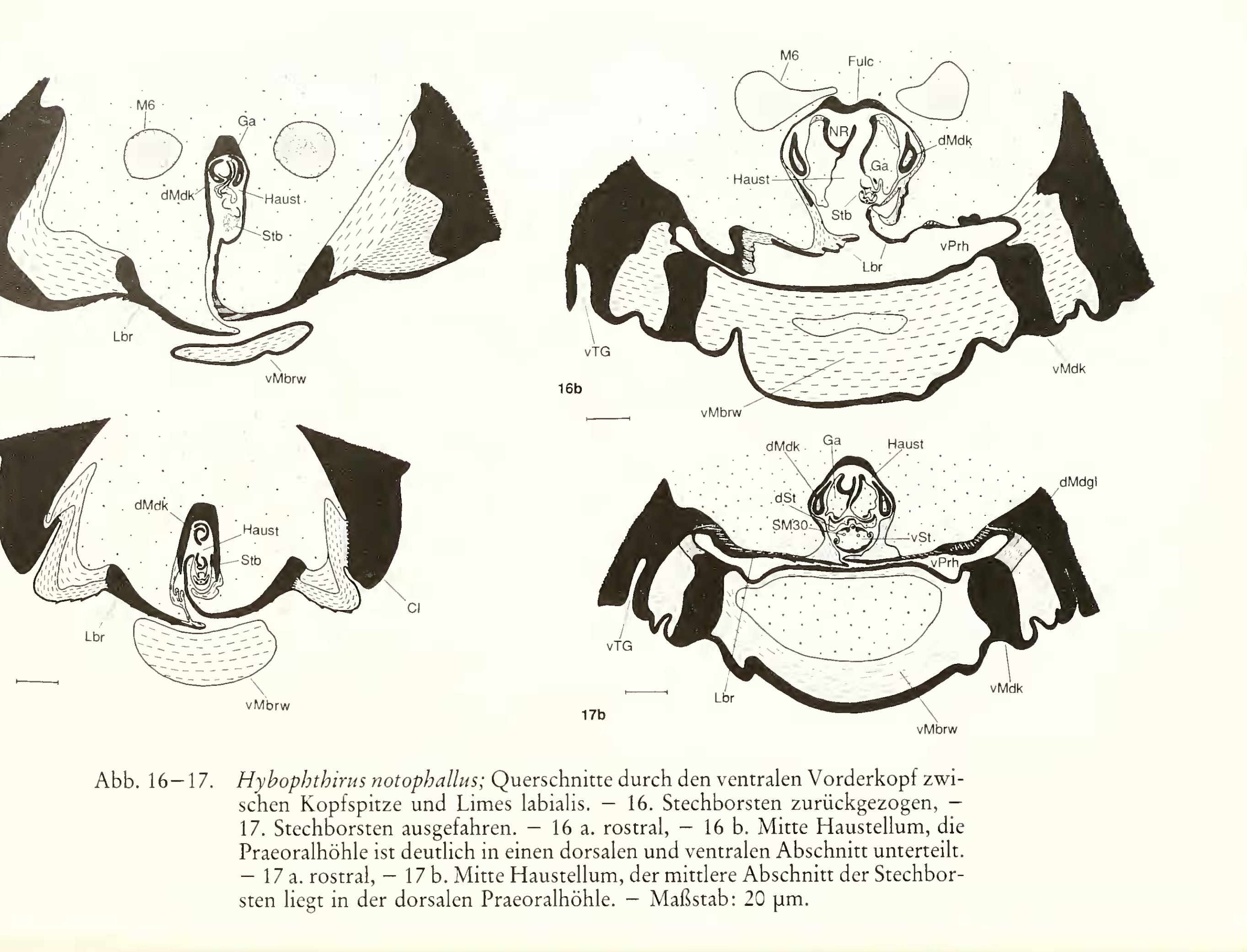


Abb. 16–17. *Hybophthirus notophallus;* Querschnitte durch den ventralen Vorderkopf zwischen Kopfspitze und Limes labialis. – 16. Stechborsten zurückgezogen, – 17. Stechborsten ausgefahren. – 16 a. rostral, – 16 b. Mitte Haustellum, die Praeoralhöhle ist deutlich in einen dorsalen und ventralen Abschnitt unterteilt. – 17 a. rostral, – 17 b. Mitte Haustellum, der mittlere Abschnitt der Stechborsten liegt in der dorsalen Praeoralhöhle. – Maßstab: 20 µm.

rynx sind kräftig sklerotisiert und tragen dornartige, nach hinten gerichtete Chintinzähnchen (Abb. 15). Die Querschnittsform des Pharynx ist ein Rechteck, dessen Seiten stark nach innen eingebogen sind. Hinter den Schlundkonnektiven läßt die Sklerotisation der Pharynx-Wand merklich nach.

3.4.1. Besprechung von Labrum, Epipharynx, Praeoralhöhle und Nahrungskanal

Wie bei den Ischnocera und Amblycera ist auch bei *Hybophthirus* das Labrum größtenteils membranös. In die Membran ist eine schmale Skleritspange, vergleichbar der der Amblycera, eingelassen, welche wie bei den anderen Anoplura die Proboscis verstärkt. Die Ischnocera haben das Labralsklerit im Zuge der Ausbildung des Pulvinus auf der ventralen Kopfkapsel nach caudal verschoben. Ein Vorgang, der vermutlich mit der Entwicklung der Klammermandibel im Zusammenhang steht.

Die freien Seitenabschnitte des Labrum sind bei *Hybophthirus* wie bei allen Anoplura ventral übereinandergeschlagen. Dadurch bilden sie das charakteristische Haustellum, durch dessen Öffnung das Stechborstenbündel ausgefahren wird. Daß es sich tatsächlich um laterale Labrum-Abschnitte handelt, beweisen die Tormae am

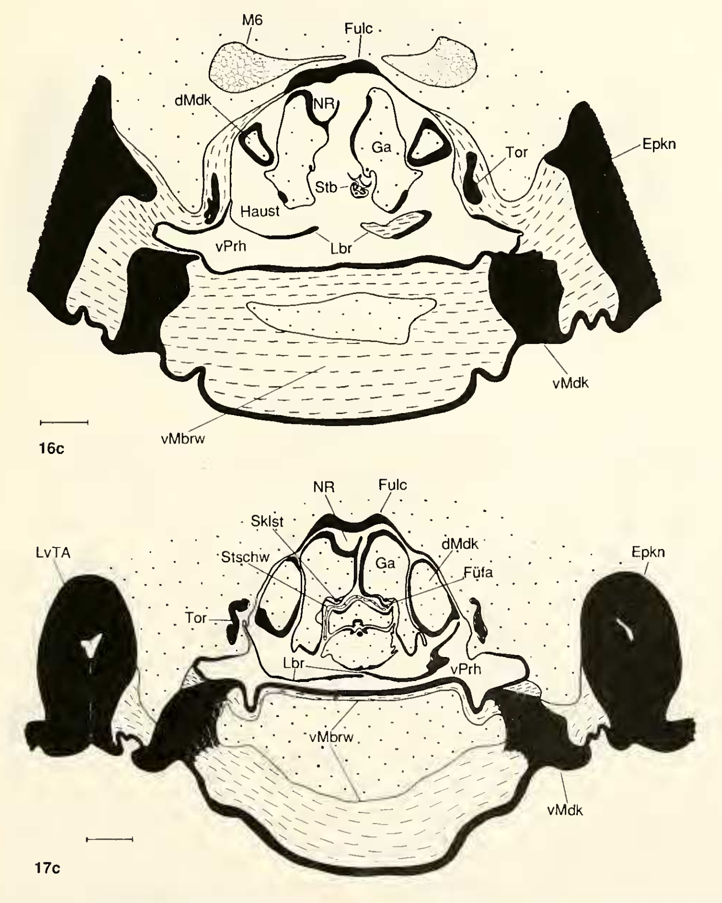


Abb. 16 c–17 c. Caudales Ende des Haustellum. – 17 c. Zwischen dorsaler Stechborste und Galea liegt eine Falte der Dachmembran der Stachelscheide.

ventralen Hinterrand der Haustellum-Wand von *Hybophthirus*. Bei Insekten werden diese als Landmarken für die Hinterecken der labralen Innenwand herangezogen. Im Dach des Haustellum liegt bei den Anoplura ein mächtiges Sklerit (Fulcrum, „Palatum"), das zumindest bei *Hybophthirus* noch als dorsaler Abschluß am Nahrungsrohr beteiligt ist.

Zum Grundplan der Psocodea gehört der Mörser-Pistill-Apparat des Cibarium (Königsmann 1960). Er wurde in den Grundplan der Phthiraptera übernommen. Bei zahlreichen Gruppen der Amblycera und Ischnocera ist er jedoch reduziert. Haub (1971) stellte fest, daß mit der Reduktion der cibarialen Skleritanteile immer eine solche der ovalen Sklerite des ventralen Hypopharynx einhergeht. Rudolph (1981a, b, 1982) konnte nachweisen, daß der Komplex aus Cibarialskleriten und ovalen Skleriten ein System zur Wasserdampfaufnahme ist. Dadurch erhält die immer gemeinsam auftretende Reduktion der dorsalen und ventralen Hypopharynxsklerite (Haub 1972), 1973) eine einleuchtende Erklärung. Eine Reduktion des

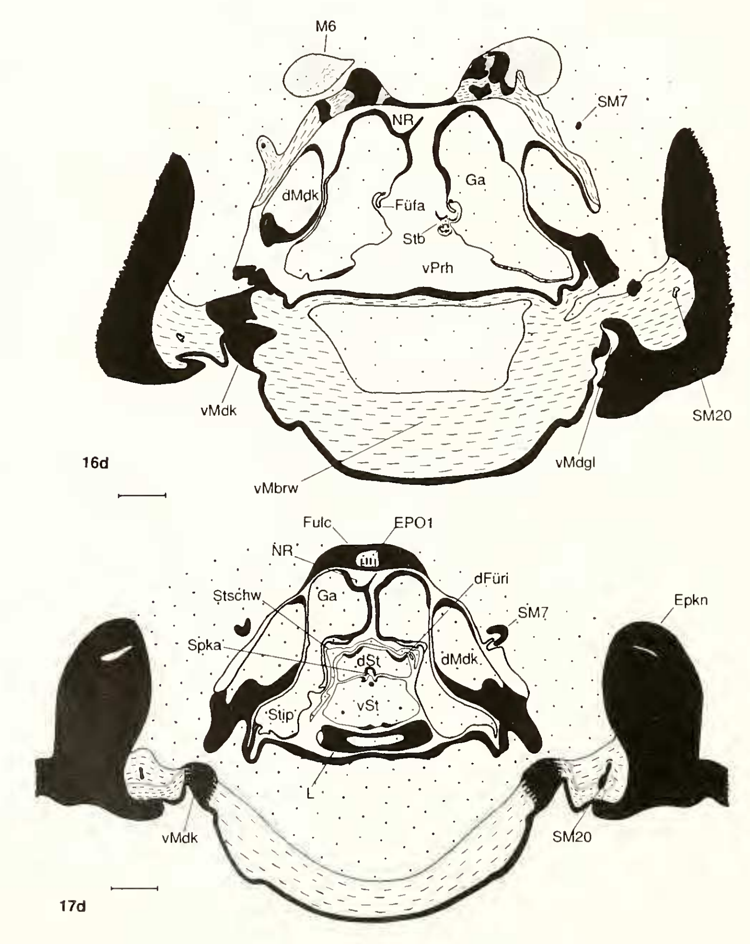


Abb. 16 d–17 d. Kurz hinter der Verbindung zwischen ventralem und dorsalen Mandibelkörper. – 17 d. Unter der ventralen Stechborste liegt das Vorderende des nach vorne gefalteten ventralen Sklerits der Stachelscheide.

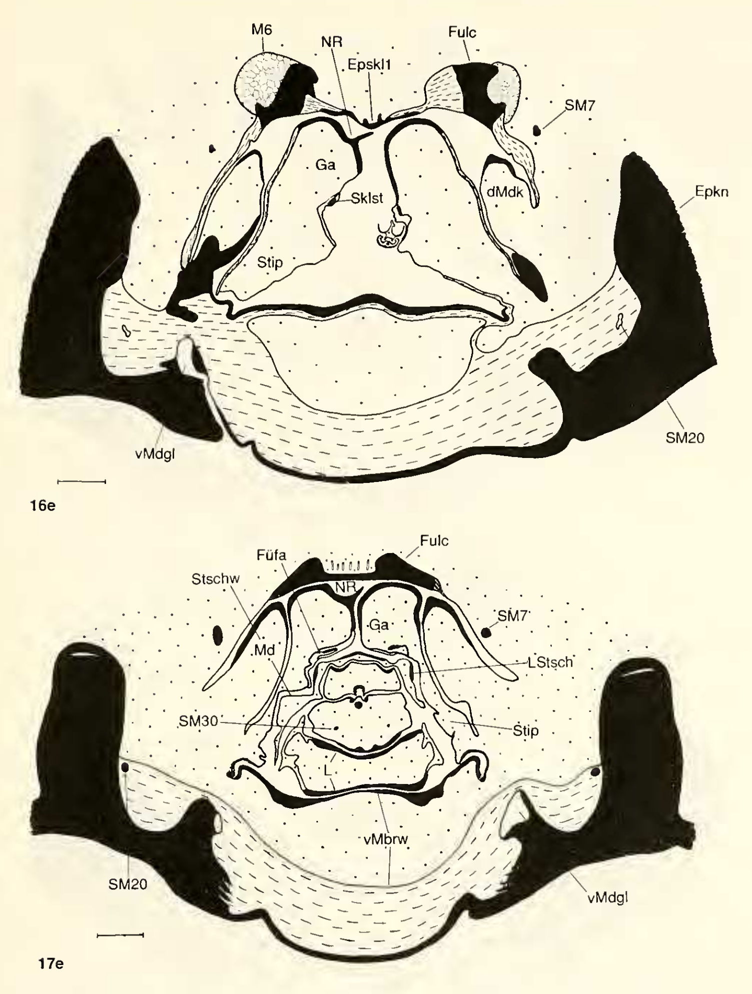


Abb. 16 e–17 e. Auf der Höhe des primären Mandibelgelenkes. – Der Stipes verbindet sich mit der dorsalen, lateralen Seitenkante des ventralen Membranwulstes.

Mörser-Pistill-Apparates kann demnach nur durch die ökologische Anpassung der betreffenden Gruppe an ein feuchteres Milieu oder an flüssige Nahrung erfolgen. Wie Haub (1972, 1973) weiter zeigen konnte, wird der Mörser-Pistill-Apparat mehrfach unabhängig in den verschiedenen Gruppen der Amblycera und Ischnocera reduziert. Im Grundplan der Phthiraptera setzt der Cibarialdilatator nur am Pistill an. Mit der Reduktion des Pistills verteilen sich die Ansatzstellen der einzelnen Muskelzüge über das gesamte Dach des Cibarium (Haub 1972, 1973). Vermutlich ist dies eine Anpassung an die geänderte Funktionsweise des Cibarium.

Bei den bisher bekannten Anoplura ist der Mörser-Pistill-Apparat reduziert. Sie ernähren sich vom Blut ihrer Wirte und benötigen keine zusätzliche Wasseraufnahme. Lage und Muskelansatz weisen bei *Hybophthirus*, im Gegensatz zu allen anderen Anoplura, das Epipharyngalsklerit II als Rest des Pistills aus. Daraus schließe ich, daß die Reduktion des Mörser-Pistill-Apparates in der Stammgruppe

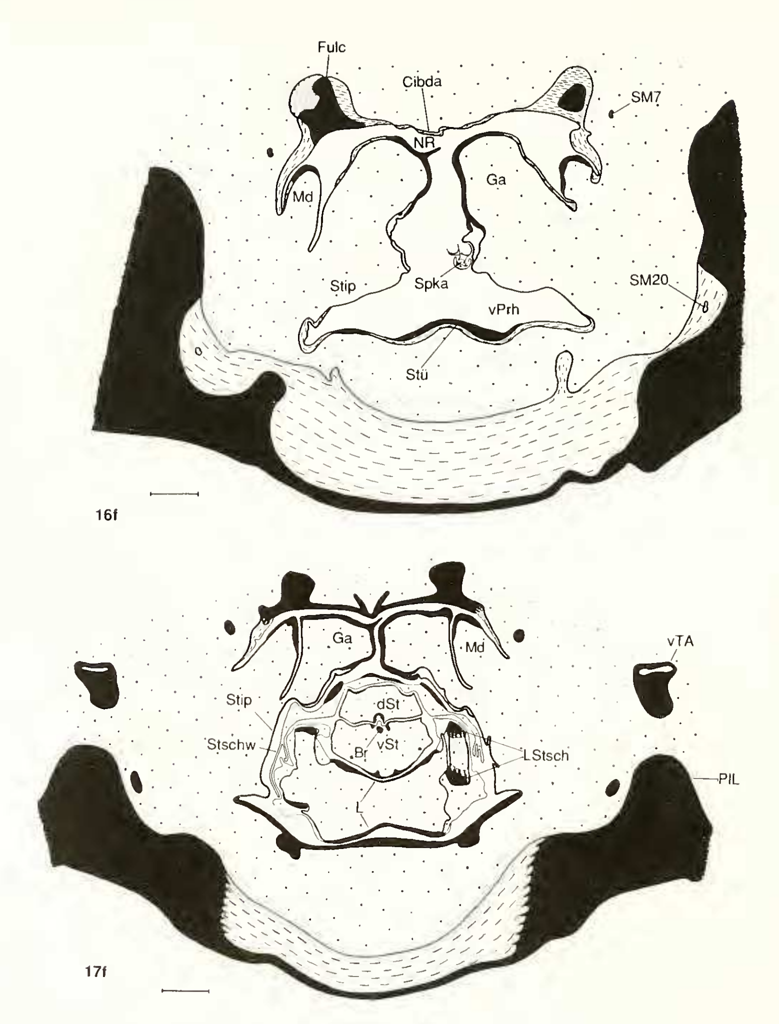


Abb. 16 f– 17 f. Hinterende Fulcrum, die Mandibel ist nur noch ein schmales Sklerit. – 17 f. Der Boden der Stachelscheide hebt die Stechborsten an und drückt sie gegen die Unterseite der Galea.

der Anoplura unabhängig von Reduktionen bei den Amblycera und Ischnocera erfolgt ist. Eine Ableitung der Anoplura von den Amblycera und Ischnocera mit bereits vollständig reduziertem Mörser-Pistill-Apparat (Ramcke 1965) ist aus diesem Grund nicht anzunehmen.

Der Vorderpharynx von *Hybophthirus* zeigt sehr ursprüngliche Züge (Abb. 14, 15). Der Aufbau stimmt weitgehend mit demjenigen der Psocoptera (Weidner 1972) überein. Er wurde vermutlich unverändert aus dem Grundplan der Psocodea übernommen. Postcerebral ist bei *Hybophthirus* und den anderen Anoplura keine Pumpe ausgebildet, im Gegensatz zu den meisten Psocoptera, Amblycera und Ischnocera. Die eigenartige Bezahnung der Pharynx-Innenwand von *Hybophthirus* ist bislang einzigartig innerhalb der Phthiraptera und läßt sich aus der Art und Weise der vermuteten Nahrungsaufnahme nicht erklären.

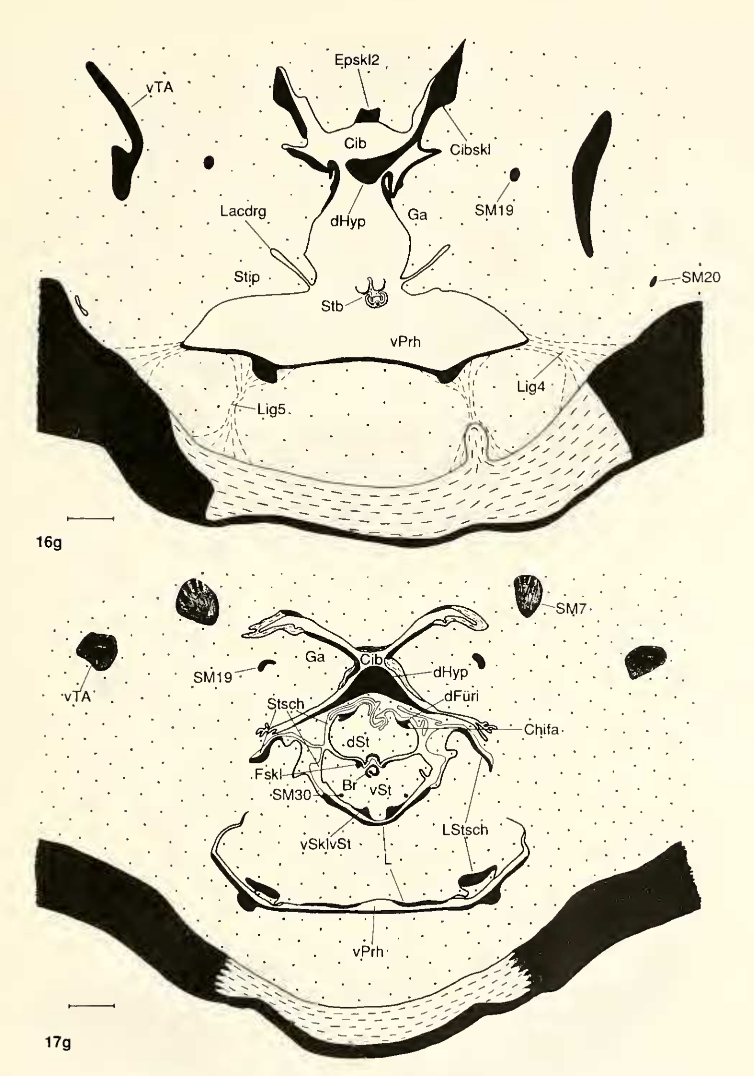


Abb. 16 g–17 g. Die Gänge zu den Lacinia-Drüsen zweigen ab, die Praeoralhöhle teilt sich in Cibarium und Stachelscheide. – 17 g. An der dorsalen Stechborste ist oben bereits das Hinterende der Ringfalte zu erkennen.

Als wichtigste Grundplanmerkmale lassen sich zusammenfassen:

– Das Labrum ist im Grundplan der Phthiraptera größtenteils weichhäutig. Stets ist ein schmales Labralsklerit ausgebildet. Bei den Amblycera liegt dieses an der Kopfspitze, bei den Ischnocera ist es auf der ventralen Kopfseite caudad verlagert und bei den Anoplura bildet es die kragenförmige Stütze der Proboscis.

– Die Seitenränder des Labrum sind bei den Anoplura ventral übereinandergeschlagen. Die dorsale Innenwand des Labrum ist kräftig sklerotisiert (Fulcrum).

– Die Amblycera und Ischnocera besitzen im Grundplan einen Mörser-Pistill-Apparat. Dieser wurde innerhalb der Amblycera, Ischnocera und in der Stammgruppe der Anoplura unabhängig reduziert. Bei den Anoplura bildet der Boden des

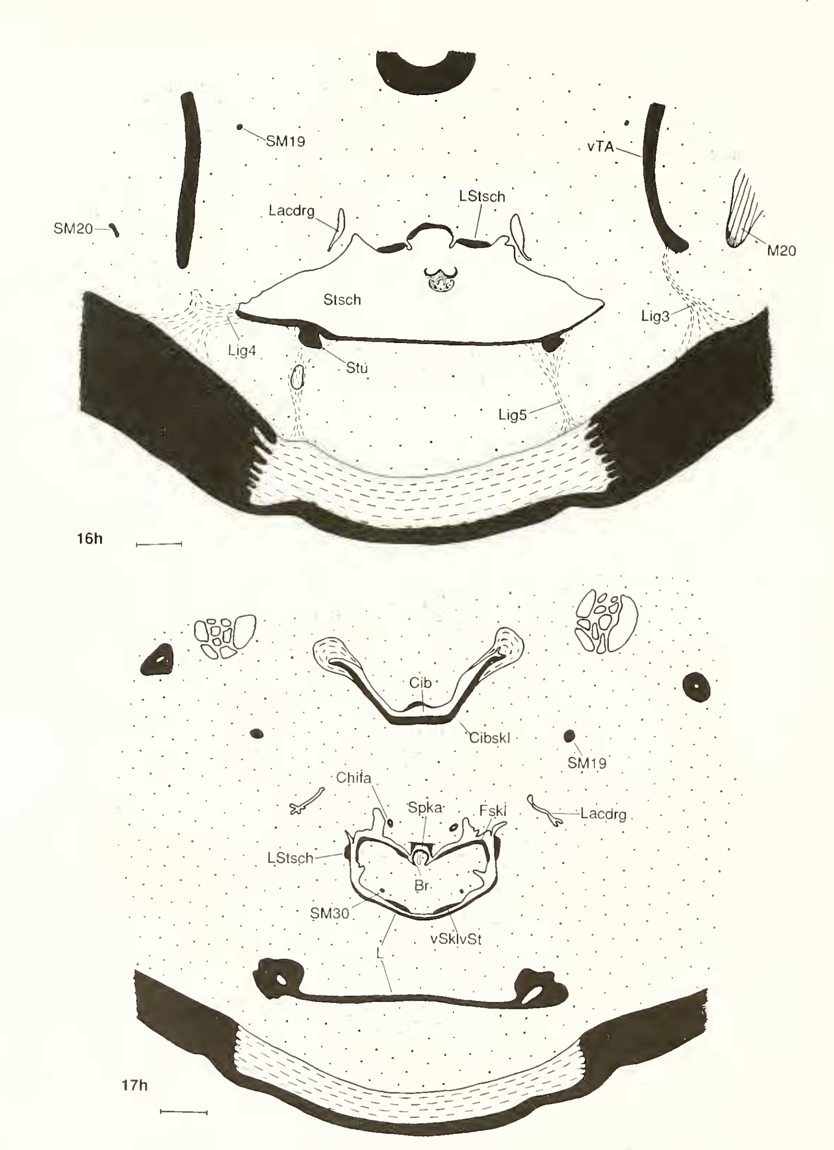


Abb. 16 h–17 h. Kurz vor dem „Limes labialis". – 17 h. In den beiden Chitinfäden ist deutlich ein Lumen zu erkennen.

Cibarium eine Wanne (Abb. 17i); in seinem Dach ist ein Rudiment des Pistills vorhanden, an welchem der Cibarialdilatator ansetzt.

– Der Vorderpharynx der Anoplura ist im Grundplan ursprünglich gebaut. Eine postcerebrale Pharynx-Pumpe fehlt.

3.5. Mandibeln (Abb. 3, 7, 12, 13, 16, 17, 18, 19)

Die Mandibel von *Hybophthirus* wurde bereits in groben Zügen von v. KÉLER (1962, 1965) und RISLER (1965) beschrieben. Sie liegt größtenteils in der Praeoralhöhle, deren Seitenwände sie teilweise bildet. Lediglich in der Ventralansicht der

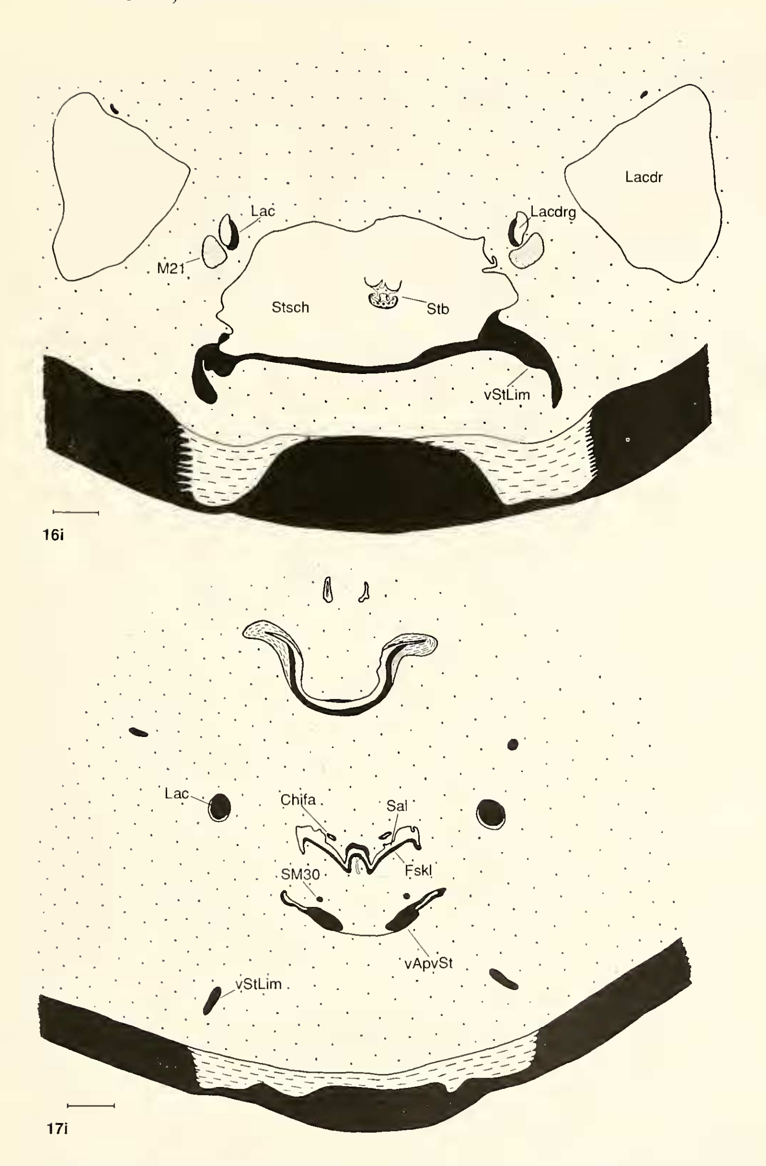


Abb. 16 i–17 i. Kurz hinter dem „Limes labialis", im Lacinia-Drüsengang ist der sklerotisierte Wandabschnitt – die Lacinia – zu erkennen.

Kopfkapsel ist ein Teil ihrer Basis (vMdk; Abb. 3, 16 b–d, 17 b–d) sichtbar. Dieser von außen sichtbare Teil der Mandibelbasis (Abb. 3) ist die Ventralseite eines massiven Skleritblockes, der in den ventralen Verschluß der Praeoralhöhle eingelassen ist (Abb. 16 b–d, 17 b–d). Er trägt beide Mandibelgelenke (Abb. 16d, 17 b–c, 18, 19). Lateral grenzt er an die Gelenkmembran, die den pleurostomalen Kopfrand mit dem Mandibelrand zwischen den beiden Mandibelgelenken verbindet (Abb. 3). Auch von dieser Membran ist ein Teil in der Ventralansicht der Kopfkapsel zu sehen.

Die Dorsalseite des ventralen Mandibelkörpers ist die seitliche Bodenplatte der distalen ventralen Praeoralhöhle (vPrh; Abb. 16 b–d, 17 b–c). Die Medianseite des

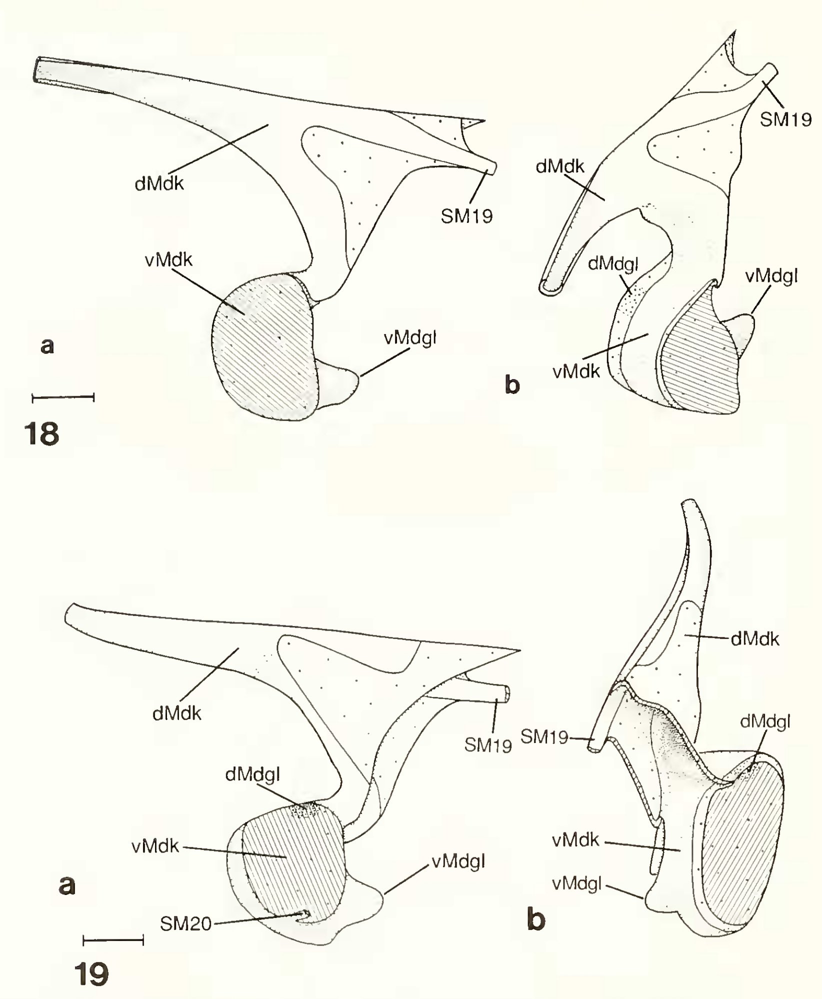


Abb. 18–19. Mandibel von *Hybophthirus notophallus*. – 18 a. von medial, – 18 b. von dorso-medio-rostral, – 19 a. von lateral, – 19 b. von dorso-latero-caudal; Schnittflächen schraffiert. – Maßstab: 20 µm.

ventralen Mandibelkörpers ist mit den Lateralseiten des ventralen Membranwulstes (vMbrw) der Kopfkapsel verschmolzen, so daß ventraler Mandibelkörper (vMdk) und Medianwulst gemeinsam den Boden der distalen, ventralen Praeoralhöhle bilden (Abb. 16 b–d, 17 b–d). Die Verschmelzungsnaht beider ist zur Mundöffnung hin rinnenförmig eingesenkt. In der Annahme, daß es sich hierbei um die Verschmelzungsnaht zwischen dem Pleurostomalrand und dem Prämentum handle, hat v. Kéler (1965) diese Rinne als Pleurostomalrinne bezeichnet.

Beide Mandibelgelenke sind von außen nicht sichtbar. Sie wurden bei der starken Umwandlung der Kopfkapsel der Anoplura von Teilen des Peristoma verdeckt.

Das vordere Mandibelgelenk (dMdgl; Abb. 17b, 18b, 19) liegt unmittelbar median den vorderen Tentorialgruben. Es wird von einem nach mediad vorragenden Zapfen der Pleurostomalleiste und dem dorsalen Seitenrand des ventralen Mandibelkörpers gebildet (Abb. 16c, 17d). Eine Gelenkpfanne ist an der Mandibel nicht ausgebildet.

Statt dessen verbindet die beiden Gelenkteile eine starke Membran, die gleichzeitig ein Abschnitt der seitlichen Begrenzung der ventralen Praeoralhöhle ist. Zur Kopfspitze hin wird das Gelenk durch die Zinken des Clypeus und durch das Labrum verdeckt. Die straffe Membran des Gelenkes setzt sich nach vorne in die weniger straffe Membran zwischen dem Mandibelkörper und der Pleurostomalleiste fort. Diese tritt aus der Praeoralhöhle heraus, biegt nach ventral und danach nach caudal um und endet am hinteren (primären) Mandibelgelenk (vMdgl; Abb. 16 d–e; 17e, 18, 19). Dieses liegt ventral und etwas nach hinten verschoben vom vorderen Mandibelgelenk.

Das primäre Mandibelgelenk besteht bei *Hybophthirus* aus einem Condylus am ventralen Hinterende des ventralen Mandibelkörpers und aus einer Pfanne, die am Vorderende einer nach innen vorstehenden Leiste der ventralen Kopfkapsel liegt (Abb. 16 d–e, 17d). Diese Leiste vereinigt sich caudal mit der vom Epistomalknoten nach hinten ziehenden Pleuralleiste (PlL; Abb. 7). Das hintere Mandibelgelenk ist ventral von einer Verbindung zwischen dem pleuralen Kopfrand und dem ventralen Membranwulst überwachsen (Abb. 16 d–e). Dadurch liegt das Gelenk scheinbar im Lumen der Kopfkapsel. Es ist jedoch ein deutlicher Gelenkspalt vorhanden, der die Gelenkfläche mit der Außenwelt verbindet (Abb. 16 d–e). Aus der Anordnung der beiden Mandibelgelenke ergibt sich eine senkrechte, leicht nach vorne geneigte Lage der Schwenkachse der Mandibel.

Über dem primären Mandibelgelenk geht der ventrale Mandibelkörper in den dorsalen Mandibelkörper über (Abb. 12 Md, 16 d–e, 17d, 18, 19). Dieser besitzt ein Lumen, das mit dem Kopflumen über eine Öffnung (Formamen mandibulae) in Verbindung steht (Abb. 16 e–f, 17 e–f, 19b). Die Seitenränder der Öffnung sind über die Mundfeldmembran mit dem Epipharynx (Abb. 16 e–f, 17 e–f), dem Hypopharynx und der Maxille (Abb. 16e, 17 e–f) verbunden.

Der dorsale Mandibelkörper steigt zunächst steil in die Praeoralhöhle auf (Abb. 16d, 17d), biegt dann nach rostral ab und zieht mediorostrad ins Haustellum (Abb. 16 a–c, 17 a–c). Dabei verringert sich sein Umfang, während gleichzeitig die Sklerotisation seiner Wand zunimmt (Abb. 16 d–e). Schließlich hat er die Form einer zur Körpermitte hin offenen Halbröhre (Abb. 16a, 17a), welche sich rostral im Haustellum mit der Mandibelspitze der anderen Kopfhälfte zu einem Rohr um die distalen Sklerite der Galea zusammenlegt (Abb. 16a).

3.5.1. Besprechung der Mandibeln

Die Mandibel von *Hybophthirus* gliedert sich in zwei morphologisch verschiedene Teile, den ventralen Mandibelkörper (vMdk) und den dorsalen Mandibelkörper (dMdk). Wie aus obiger Beschreibung jedoch hervorgeht, handelt es sich bei den beiden Mandibelkörpern nicht um räumlich getrennte Teile der Mandibel (Abb. 18, 19). Die begriffliche Trennung wurde von mir nur vorgenommen, um die verschiedenen Funktionen der beiden Mandibelabschnitte zu verdeutlichen.

Der ventrale Mandibelkörper geht aus dem basalen Abschnitt zwischen den beiden Gelenken der Mandibel hervor. Dieser hat sich nach vorne ausgebuchtet und ist an seinen zueinander liegenden Innenflächen verschmolzen. Dadurch ist ein massiver Skleritblock entstanden. Die medial gerichtete Außenseite dieses Blockes ist mit der Lateralseite des medianen Membranwulstes der ventralen Kopfkapsel verschmolzen. Durch diese neu gebildete Verbindung wird die Praeoralhöhle ventral verschlossen. Der ventrale Mandibelkörper von *Hybophthirus* ist nicht dem Ventral-

teil der Mandibel der Amblycera und Ischnocera homolog. Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) und *Phthirus* (Hirsch 1986) findet sich ebenfalls keine vergleichbare Struktur.

Der dorsale Mandibelkörper von *Hybophthirus* entspricht dem gesamten Rest der Mandibel. Er liegt frei in der Praeoralhöhle und schmiegt sich in der für Phthiraptera typischen Weise mit seiner Innenseite der Galea an. Sein Lumen kommuniziert wie üblich mit dem Kopflumen.

Beide Mandibelgelenke der prognath gehaltenen Mandibel von *Hybophthirus* sind wie im Grundplan der Phthiraptera übereinander angeordnet und die Mandibelspitzen weisen nach rostral. Dieselbe Mandibelhaltung haben auch noch die Amblycera beibehalten, während die Ischnocera durch die Verlagerung des sekundären Gelenkes auf die ventrale Kopfkapsel zu einer sekundär orthognathen Mandibelhaltung übergegangen sind.

Bei den Anoplura, außer *Hybophthirus*, ist nach Lage der Mandibelrudimente ebenfalls von einer prognathen Mandibelhaltung zu sprechen. Besonders gut ist bei *Hybophthirus* das ventrale, primäre Mandibelgelenk ausgebildet. Bei den anderen Anoplura scheint genau das Gegenteil der Fall zu sein, daß nämlich das sekundäre Gelenk erhalten blieb, während das primäre zusammen mit dem ventralen Mandibelkörper völlig in der Kopfwand aufgegangen ist. Der dorsale Mandibelkörper von *Haematopinus* (Ramcke 1965) ist in zwei funktionell verschiedene, sklerotisierte Bereiche (Mandibelplatte, Blutüberleitrinne) getrennt, die durch Membranen miteinander in Verbindung stehen. Möglicherweise hat *Hybophthirus* im distalen maxillomandibularen Bereich eine etwas andere Entwicklung genommen als die übrigen Anoplura. So wird vermutlich bei den Anoplura (außer *Hybophthirus*) die Blutnahrung von der Mandibel durch die vordere Praeoralhöhle ins Cibarium transportiert. Diese Funktion erfüllt bei *Hybophthirus* die Galea. Dafür hat sich die Mandibel von *Hybophthirus* noch einen gewissen Grad an Eigenbeweglichkeit erhalten, während die Blutüberleitsklerite der übrigen Anoplura fest mit dem Hypopharynx verschmolzen sind und nur gemeinsam mit dem Proboscis-Palatum-Cibarium-Trakt (Ramcke 1965) bewegt werden können.

Zum Grundplan der Mandibel der Anoplura gehören wahrscheinlich folgende Merkmale:

– Die Mandibel besitzt zwei übereinanderliegende Gelenke. – Der Vorderrand der Mandibel zwischen den beiden Gelenken ist mit dem ventralen Membranwulst der Kopfkapsel verwachsen und verschließt ventral die Praeoralhöhle. – Vom Dorsalteil und Ventralteil der Mandibel, wie sie für den Grundplan der Phthiraptera angenommen werden kann, ist der Ventralteil größtenteils reduziert oder membranös. – Der Dorsalteil ist nach vorne zu einem Stechwerkzeug ausgezogen, das einen sichelförmigen Querschnitt zeigt.

3.6. Maxillen (Abb. 12, 13, 16, 17)

Die praeoralen Nahrungsrinnen-Sklerite (NR; Abb. 16 a–f, 17 b–f) von *Hybophthirus* sind schon von früheren Autoren (v. Kéler 1962, Risler 1965) als Abschnitte der Galeae identifiziert worden. Der größte Teil der Maxillen ist jedoch membranös.

Die medialen Wände (Ga, Stip; Abb. 16 f–g, 17 e–f), welche sich ventral an die paarigen Nahrungsrinnensklerite (NR) anschließen, sind ventral mit dem Boden der verlängerten Praeoralhöhle entlang dessen Verwachsungsnaht mit dem hyposto-

malen Kopfrand verschmolzen (Abb. 16g). Lateral verbindet eine Membran die Nahrungsrinne mit dem dorsalen Mandibelkörper (16f, 17e–f). Durch die Gestalt der dorsalen Sklerite und der medialen Wände der Maxille wird die posthaustellare Praeoralhöhle in drei funktionell voneinander verschiedene Räume unterteilt (Abb. 16 d–g, 17 d–f).

Dorsal formen die Sklerite eine Rinne (NR; Abb. 16 a–f, 17 b–f) zur Überleitung der Blutnahrung ins Cibarium (Cib; Abb. 16g, 17g). Dabei ist das beteiligte Skleritpaar asymmetrisch ausgebildet. Das Sklerit der rechten Körperseite bildet eine oben offene Halbröhre. Diese ergibt gegen die Unterseite des Fulcrum (Fulc; Abb. 16 b–e, 17 b–f) gelegt einen Kanal. Das Sklerit der linken Körperseite legt sich dem Sklerit der rechten Körperseite von ventrolateral unterstützend an. Seine Form entspricht dem Negativ der ihm zugewandten Außenseite des Sklerits der rechten Körperseite. Der Querschnitt der Nahrungsrinne flacht sich von seiner Spitze (Abb. 16b, 17b) bis zum Eintritt in das Cibarium (Abb. 16g, 17g) ab und wird gleichzeitig breiter.

Die Medianwände der Maxille umfassen mit ihrem dorsalen Abschnitt (Ga) das Stechborstenbündel (Stb; Abb. 16 e–g). Ein Paar Membranfalten (Füfa; Abb. 16d) greifen dabei von oben her in die Führungssklerite (dFüri; Abb. 16 b–i, 17 a–g) der dorsalen Stechborste ein. Verstärkt werden diese Führungsfalten (Füfa) durch je einen Skleritstab (Sklst; Abb. 16 b–f), der durch die Faltung der Membran scheinbar innerhalb der Leibeshöhle liegt. Caudal verschmilzt der Skleritstab mit Skleritplatten (Abb. 16f), die von den dorsalen Nahrungsrinnen nach ventral die Medianwand herabziehen (Abb. 12). Zur Kopfspitze hin ersetzt das Haustellum die Medianwände als Lager des Stechborstenbündels (Abb. 16 a–b, 17 a–b). Lediglich die dorsale Führungseinrichtung der Stechborsten durch die Ventralseite der Galea bleibt erhalten. Ganz an der Spitze wird diese Führung dann nur noch von der Falte der linken Galea geleistet.

Ventral vom Stechborstenlager ziehen die Medianwände der Maxille schräg nach unten außen bis zu den Seitenrändern des Praeoralhöhlenbodens (Abb. 16 f–i). Dadurch wird ein Raum mit einem dreieckigen Querschnitt abgegrenzt (vPrh; Abb. 16g), der unmittelbar hinter der ventralen, querschlitzförmigen Öffnung der Praeoralhöhle liegt. In diesen Raum werden bei ausgefahrenen Stechborsten die gefalteten Ventral- und Lateralsklerite (L; LStsch) der Stechborstenscheidenwand eingelegt (Abb. 17 d–g). Dieser Raum ist demnach als vorderer Abschnitt der Stachelscheide aufzufassen.

Die Nahrungsrinne und die Wände des Stechborstenlagers (Ga) verwachsen an ihrem Caudalrand mit der Spitze des dorsalen Hypopharynx (Abb. 13, 16g). Die ventralen Medianwände (Stip) gehen übergangslos in die Seitenwände der Stechborstenscheide (Stsch) über (Abb. 16 g–h). An der Verwachsungsstelle der Wände des Stechborstenlagers (Ga) mit der Hypopharynx-Spitze, an deren Grenze zu den ventralen Medianwänden (Stip), öffnet sich jederseits ein Gang (Lacdrg, Lacinia-Tasche) (Abb. 16g). Dieser führt aus der Stechborstenscheide nach hinten ins Kopflumen hinein und erweitert sich zwischen den Spitzen des Unterschlundganglions (Uschlg) und den hinteren Tentorialarmen (hTA) sackartig (Lacdr) (Abb. 13, 16 g–i). Gang und Erweiterung werden vollständig von einer zarten Intima ausgekleidet. Im hinteren Teil des Ganges ist die Intima an der medialen Seite kräftig verdickt (Lac) (Abb. 16i). An ihrem distalen Ende ist die Verdickung in das Ganglumen vorgewölbt, so daß ein propfartiger Verschluß des Ganges entsteht. In mazerierten Kopfpräparaten erscheint dadurch das Sklerit „bischofstabähnlich gekrümmten" (v. KÉLER 1962).

3.6.1. Besprechung der Maxillen

Die paarigen, asymmetrischen Sklerite der Nahrungsrinne von *Hybophthirus* können aufgrund ihrer Lagegleichheit mit Teilen der Galeae der Amblycera und Ischnocera homologisiert werden, bei denen die Homologie durch maxillare Grundglieder (Amblycera) gesichert ist. Dasselbe gilt für die sackartige Einstülpung (Lacdr) und das Sklerit (Lac) in ihrem Ausführgang (Lacdrg). Sie entsprechen der Lacinia-Drüse und der Lacinia der Amblycera und Ischnocera und weisen vor allem mit den vergleichbaren Strukturen von *Bovicola* (Risler 1965) sehr große Ähnlichkeit auf.

v. Kéler (1966) geht in seiner Deutung der praeoralen Wandstrukturen von *Hybophthirus* noch weiter. Er rekonstruiert in ihnen die gesamte Maxille aufgrund des von ihm vermuteten Verlaufs des hypostomalen Kopfrandes und der Annahme, daß sich die Anoplura direkt von primitiven Psocoptera herleiten.

Dieser Meinung vermag ich nicht zuzustimmen, denn am Unterrande des Stechborstenlagers durchzieht eine horizontale, doppelschichtige Zellage der Epidermis die Maxille der Länge nach. Sie trennt einen dorsalen Hohlkörper (Galea) vom restlichen Körper der Maxille ab. Genau zwischen diese Epithelien stülpt sich an der Verwachsungsstelle mit dem dorsalen Hypopharynx die Lacinia-Drüse ein. Diese Mündung ist bei den Amblycera und Ischnocera die Landmarke für das hintere ventrale Ende der Galea. Es ist deshalb anzunehmen, daß durch die horizontalen Epithellagen der Unterrand der Galea markiert wird, der mit dem Unterrand des Stechborstenlagers zusammenfällt. Die ventrale Medianwand der Maxille, die sich nach hinten in die Seitenwand der Stechborstenscheide fortsetzt, ist somit der reduzierte Stipes (Stip). Er ist wie bei den Ischnocera (Risler 1951; Haub 1971) die membranöse Verbindung von Galea und Lacinia mit dem Kopfkapselrand und die Verbindung zwischen dem Hypopharynx und dem Labium (siehe Kapitel 3.7.4.).

Völlig anders als bei bisher bekannten Anoplura ist bei *Hybophthirus* der dorsale Teil der Galea als Blutüberleitrinne (NR) zwischen der Kopfspitze und dem Cibarium ausgebildet. Der ventrale Galea-Teil ist dagegen die Führungseinrichtung der Stechborsten wie bei allen bisher bekannten Anoplura. Die Lacinia steckt vollständig in der Lacinia-Tasche wie bei den Amblycera und Ischnocera. Sie dient als Ventil zwischen der Stachelscheide und der „Lacinia-Drüse". Letztere ist das stark aufgeblähte Hinterende der Lacinia-Tasche.

Die Lacinia der Phthiraptera entspricht dem Basalteil der Lacinia der Psocoptera. Bei diesen steckt die Lacinia mit ihrer Basis in einer Tasche, welche tief ins Kopflumen eingestülpt ist. Eine sackartige Erweiterung des Endabschnittes der Tasche zu einer „Lacinia-Drüse" ist aber von den Psocoptera nicht bekannt. Im Grundplan der Psocodea ist die Lacinia ein meißelförmiges Mundwerkzeug. Bei den Phthiraptera ist sie stark verkürzt und liegt vollständig in der Lacinia-Tasche. Sie dient der Lacinia-Drüse als Ventil. Bei den Anoplura (außer *Hybophthirus*) ist die Reduktion der Lacinia so weit fortgeschritten, daß nur noch die Lacinia-Drüse und der Verbindungsgang zur Stachelscheide vorhanden ist.

Bei *Hybophthirus* mündet die Lacinia-Tasche wie bei den Amblycera und Ischnocera an der Basis der Galea. Diese Stelle markiert somit das Hinterende der Unterkante der Galea. Die Verbindung der beiden Maxillenladen mit der Kopfkapsel erfolgt bei Insekten üblicherweise durch die beiden Maxillengrundglieder Cardo und Stipes. Diese beide Grundglieder erfahren innerhalb der Psocodea eine starke Reduktion.

Bei den Psocoptera sind sie bereits miteinander zu einem einheitlichen Sklerit verschmolzen (WEIDNER 1972), das noch seine Beweglichkeit gegenüber der Kopfkapsel beibehält. Bei den Amblycera ist das Sklerit mit der ventralen Kopfkapsel und dem Labium verschmolzen. Nur noch der distale Abschnitt des Stipes, auf dem der Palpus inseriert, ist als selbständiger Skleritabschnitt zu erkennen. Bei den Ischnocera ist keine den Grundgliedern der Maxille entsprechende Struktur mehr sklerotisiert. Die Lacinia und die Galea sind über eine Gelenkmembran an der Basis der Galea mit der Kopfkapsel verbunden. An dieser Membran setzt der M. tentorio-stipitalis an, und sie kann somit als Stipes-Rest gedeutet werden. Ähnlich verhält es sich mit dem Maxillen-Rest bei *Hybophthirus*. Nur Galea und Lacinia sind als erkennbare Maxillenstrukturen in gleicher Weise wie bei den Ischnocera ausgebildet. Die verbindende Membran zum Hypopharynx und Labium hat sich infolge der starken Ausdehnung dieser beiden Mundteile extrem gestreckt und bildet nun einen größeren Abschnitt der Seitenwand der Stechborstenscheide (siehe 3.7.4.). So ist hier das Stipes-Rudiment sekundär wieder vergrößert, wenn auch nur als dünne Membran. Bei den übrigen Anoplura ist schließlich zusätzlich auch das Laciniasklerit völlig reduziert und die Galea in ihrer gesamten Länge von ventral an die Mandibel angeschmolzen.

Zum Grundplan der Maxille der Anoplura zähle ich folgende Merkmale:
– Die Galea liegt in der Praeoralhöhle medial der Mandibel. Ihre Innenwand ist an der Führung der Stechborsten beteiligt. – An ihrem ventralen Hinterende stülpt sich die Lacinia-Tasche in das Kopflumen ein. – Der craniale Teil der Lacinia-Tasche ist röhrenförmig. In ihr liegt die reduzierte Lacinia als sklerotisierte Halbröhre, deren distales Ende in das Taschenlumen vorspringt und es völlig ausfüllt. – Der caudale Abschnitt der Lacinia-Tasche ist sackartig erweitert („Lacinia-Drüse"). – Der Stipes ist nicht sklerotisiert und bildet die langgestreckte, membranöse Seitenwand der Stechborstenscheide.

3.7. Stechborstenscheide und Stechborsten (Abb. 3, 7, 12, 13, 16, 17, 20)

Die Stechborstenscheide zweigt sich ventral des Cibarium von der Praeoralhöhle ab. Die unterhalb des Stechborstenlagers der Galeae gelegene ventrale Praeoralhöhle (vPrh) gehört funktionell zur Stechborstenscheide. Sie dient dazu, während des Stechaktes die Sklerite des Stechborstenscheidenbodens aufzunehmen. Das Hinterende der Stechborstenscheide mit den Basen der Stechborsten liegt kurz vor der Kopf-Thorax-Grenze. Die Querschnittsform der Stechborstenscheide gleicht einem liegenden Oval. Die dem Stipes zuzurechnenden Wandstrukturen der Praeoralhöhle gehen übergangslos in die Seitenwand der Stechborstenscheide über und reichen bis zu deren Ende. Eine sichtbare hintere Begrenzung ist nicht zu erkennen. Der Medianstreif des Daches wird von der Ventralseite des dorsalen Hypopharynx gebildet. Die dorsale Hypopharynx-Spitze – der Vorderrand der Cibariumwanne – ist kräftig sklerotisiert (Abb. 16g, 17g). Nach seinem Umbiegen in das Dach der Stechborstenscheide gliedert sich das einheitliche Sklerit in drei Längsleisten auf. Die unpaare mittlere Leiste dünnt schnell zu einer Membran aus. Die paarigen lateralen Längsleisten (dLStsch; Abb. 17g) (Fulturae v. KÉLER 1966), sind Führungssklerite der dorsalen Stechborste und enden auf Höhe des „Limes labialis" (Lim). Von hier ab bis zum Hinterende der Stechborstenscheide ist ihr Dach nur noch von einer dünnen Membran ausgekleidet.

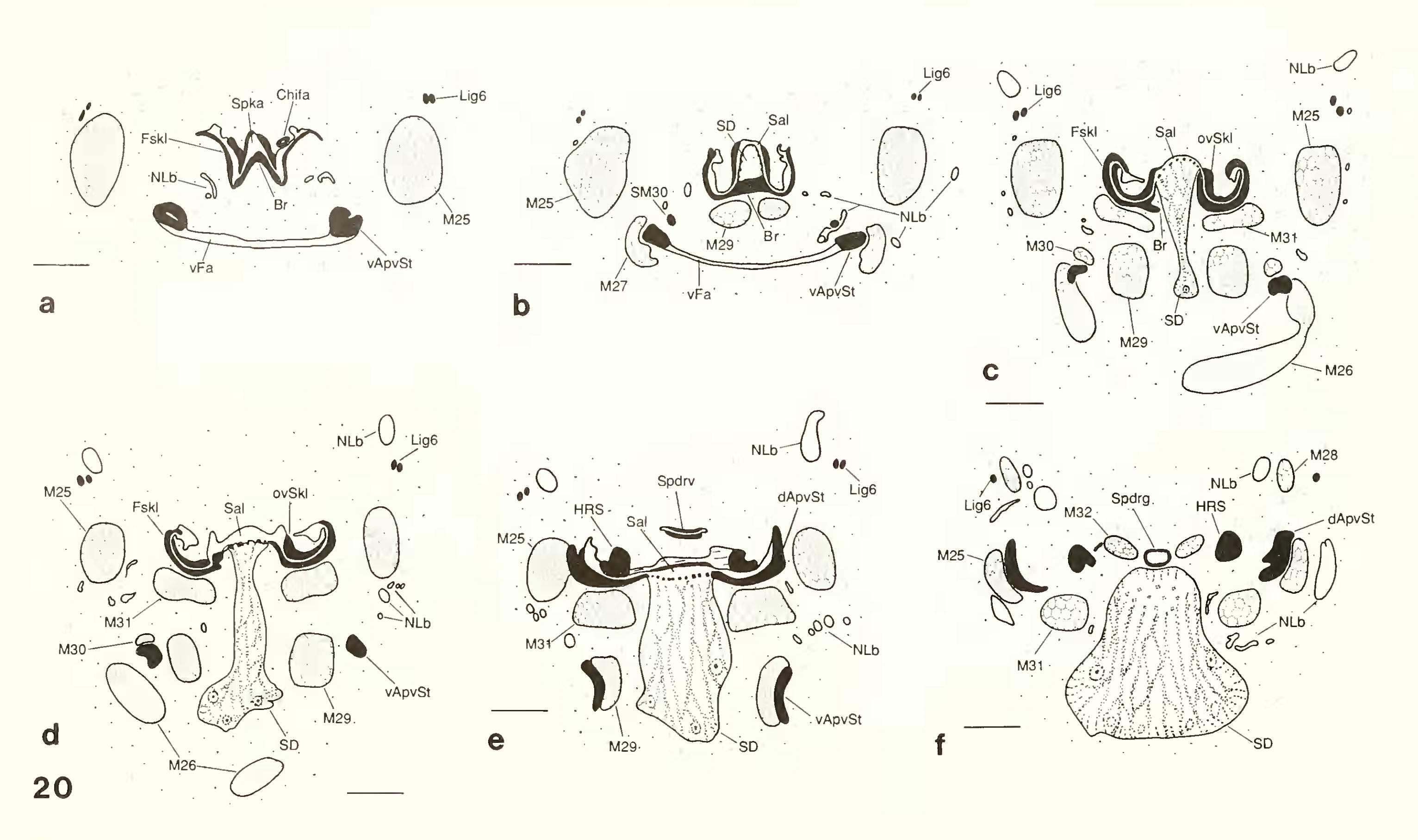


Abb. 20 a–f. *Hybopohthirus notophallus;* Querschnitte durch die Stechborstenbasis; a. rostral, f. caudal. – Maßstab: 20 µm.

Der Boden der Stechborstenscheide ist etwas kräftiger sklerotisiert als die Seitenwände und das Dach. Im vorderen Abschnitt, zwischen dem „Limes labialis“ und der ventralen, horizontal schlitzförmigen Öffnung der Praeoralhöhle, wird der Boden der Praeoralhöhle von einem Stützelement (Stü; Abb. 12) verstärkt. Die beiden Schenkel dieses Stützelementes ziehen von den seitlichen Enden der Querfurche in der Bodenplatte („Limes labialis“, Lim) aus konvergierend nach vorne und vereinigen sich bogenförmig miteinander (Abb. 7). Vom Hinterende der Schenkel zieht ein Paar kräftiger Apodeme (vStLim; Abb. 16i, 17i) (Posttentorium, RISLER 1965; Cardo-Gelenk, v. KÉLER 1966) zur ventralen Kopfwand an die Hinterecken des ventralen Membranwulstes (vMbrw).

Ebenfalls von den seitlichen Enden des „Limes labialis“ aus zieht eine Leiste in der Wand der Stechborstenscheide (LStsch) (hintere Cardinalleiste, v. KÉLER 1966) nach caudal, welche die seitliche Wand des Stechborstenscheidenbodens stützt. Sie dient außerdem zwei Muskeln der Maxille als Ansatz und einem Labialmuskel als Ursprung. Die Lateralleiste markiert wahrscheinlich die Grenze zwischen Maxille und Labium. Das caudale Ende der Leiste läuft in der Membran der Stechborstenscheidewand kurz vor deren Hinterende spitz aus. Ein schmales Sklerit verbindet das Ende der Lateralleiste mit einem unpaaren Ventralsklerit (L; Abb. 17h) des Stechborstenscheidenbodens.

Hinter dem Limes labialis (Lim) verschmälert sich das Bodensklerit (L) der Stechborstenscheide etwas und hebt seine Seitenränder an, so daß es in seinem weiteren Verlauf eine breite Längsrinne bildet. In dieser liegt der mittlere Abschnitt der retrahierten Stechborsten. Die Rinne ist an ihrem Hinterende abgeflacht, und die Lasche, wie RAMCKE (1965) dieselbe Struktur bei *Haematopinus* bezeichnete, vereinigt sich mit den vetralen Skleriten der ventralen Stechborste. Gemeinsam bilden sie ein Paar kräftiger Apodeme (vApvSt; Abb. 17 i), das caudad ins Kopflumen hineinragt und zwei Paar Stechborstenretraktoren Ansatz bietet.

Das Stechborstenbündel von *Hybophthirus* setzt sich aus einer dorsalen und einer ventralen Stechborste zusammen (RISLER 1965). Es weicht in seinem Bau nur geringfügig von demjenigen der Schweinelaus (RAMCKE 1965) ab. RAMCKE konnte durch seine sorgfältige Untersuchung der Stechborstenmuskulatur und deren Innervierung nachweisen, daß die dorsale Stechborste dem Ventralteil des Hypopharynx und die ventrale Stechborste dem Praementum homolog ist. Dies hat sich bei gleichen Homologiekriterien auch für *Hybophthirus* bestätigt. Dieser Befund scheint mir so zwingend, daß dagegen die Hypothese, wonach die Stechborsten aus Salivarskleriten entstanden sein sollen (v. KÉLER 1966), stark in den Hintergrund tritt.

Die dorsale Stechborste (ventraler Hypopharynx, vHyp) ist eine blindsackartige Ausstülpung der Kopfwand, welche die Stechborstenscheide in ihrer ganzen Länge durchzieht und rostral im Haustellum endet. Die caudale Öffnung zum Kopflumen ist sehr groß und liegt in einer craniodorsal-caudoventral geneigten Ebene. Die Ränder der Öffnung grenzen dorsal und dorsolateral an die Wand der Stechborstenscheide. Ventrolateral und ventral verbinden sie sich mit den caudodorsalen Seitenrändern und dem dorsalen Hinterrand der ventralen Stechborste (Praem). Dadurch entsteht zwischen der ventralen Basis der dorsalen und der dorsalen Basis der ventralen Stechborste (vHyp, Praem; Abb. 20 a–e) eine tiefe Tasche, das Salivarium (Sal; Abb. 20 b–e). Drei Längsleisten (dFüri; Spka; Abb. 16, 17, 20a), die durch Membranen untereinander verbunden sind, stützen die dorsale Stechborste und stehen gleichzeitig im Dienste der Führung des gesamten Stechborstenbündels.

Im Dach des Salivarium liegt ein Skleritpaar (ovSkl), welches die Form zweier nach oben offener Halbröhren hat. Untereinander sind diese durch eine Membran verbunden (Abb. 20 c, d). Nach caudal setzen sie sich als kräftige, leicht divergierende Apodeme (HRS) ins Kopflumen fort (Abb. 20 e, f). In cranialer Richtung verschmälern sich die Sklerite, wobei sich gleichzeitig ihre Form verändert und ihr Abstand zueinander verringert. Schließlich verschmelzen sie miteinander zu einem U-förmigen, nach unten offenen Kanal (Spka; Abb. 20 d), der sich bis zur Spitze der Stechborste fortsetzt (Abb. 20 a–b, 17 d–h). Die Seitenwände des Speichelkanals tragen auf ihrer dem Lumen zugewandten Seite ein kleine Längsleiste (Abb. 17 d–g).

An der Stelle, an der die Sklerite (ovSkl) median zusammentreffen, setzen an ihren Lateralrändern schlanke Apodeme (Chifa; Abb. 17 g) an, die im Kopflumen nach vorne oben ziehen (Abb. 20 a). Die Apodeme enden an den Hinterenden eines Skleritleistenpaares (dFüri), das an der dorsolateralen Falte zwischen der dorsalen Stechborste und der Stechborstenscheide beginnt (Abb. 17 g–i). In manchen Schnittserien war ein enges Lumen in den Apodemen zu erkennen (Abb. 17 h, i), so daß es sich bei diesen möglicherweise um die ventralen Reste der Chitinfäden des Grundplanes der Psocodea handelt. Die dorsalen Abschnitte der Chitinfäden und ihr Anschluß an das Cibarialsklerit ist aufgrund der starken Umgestaltung des ventralen Hypopharynx-Abschnittes reduziert.

Das an der dorsolateralen Falte der Stechborstenscheide beginnende Skleritpaar (dFüri) formt sich nach kurzem Verlauf zu rinnenförmigen Leisten. Diese ziehen im Dach der dorsalen Stechborste bis nahe an deren Vorderende und dienen der dorsalen Führung des Stechborstenbündels (Abb. 16, 17).

Diese Rinnen sollen auch, gegeneinandergelegt, als Saugrohr der eingestochenen Stechborsten dienen (Sikora 1916, Snodgrass 1944, Risler 1965, Ramcke 1965). Dazu müßten sie sich beim Austritt aus dem Haustellum selbsttätig um 90° zur Mitte hin eindrehen, da sie ja bis dorthin mit der Rinnenöffnung nach oben von den Galeae geführt werden. Voraussetzung dafür wäre eine links- oder rechtsgerichtete schraubige Verdrehung der Sklerite um eine viertel bis halbe Umdrehung über ihre gesamte Länge.

Anhand meiner Schnittserien war es mir nicht möglich, dies nachzuweisen. Tatsächlich waren jedoch bei zwei Tieren, die am Anfang einer Häutungsphase standen und deshalb die Stechborsten in ihrer gesamten Länge ausgefahren hatten (Abb. 17), die dorsalen Führungsrinnen (dFüri) außerhalb der Kopfkapsel zu einem Rohr zusammengelegt. Ein Anschluß an das durch die Mandibeln gebildete Rohr zur Überleitung der Nahrung in das Blutüberleitungssklerit (NR) der Galea war jedoch nicht zu erkennen. Vielmehr lag im Haustellum eine rostrale Falte der ventromedianen Galea-Wand zwischen Stechborste und Mandibelrohr. Nun muß der beschriebene Zustand nicht unbedingt identisch sein mit demjenigen während der Nahrungsaufnahme, den ich nicht beobachten konnte. Anderseits ist es auch denkbar, daß die Führungssklerite nicht zum Saugen, sondern zum Abrunden des Stechborstenquerschnittes gegeneinander gelegt werden, da dies sicherlich sein Vordringen in der Wirtshaut erleichtert.

Die ventrale Stechborste (Praementum, Praem) grenzt mit ihrem Hinterrand dorsal an die hypopharyngale Stechborste (vHyp), lateral und ventral an die Stechborstenscheidenwand. Das caudale Dach der ventralen Stechborste (Praem) ist durchgehend sklerotisiert. Seine Seitenabschnitte (Fskl; Abb. 20 c–d) sind den Rundungen der Basalsklerite (ovSkl) der dorsalen Stechborste angepaßt und

umgreifen sie laterodorsal (Abb. 20 e, d). Wegen dieser Verfalzung und der dazugehörenden Membranen zwischen den Skleriten ist die Bewegungsfreiheit der Stechborsten gegeneinander stark eingeschränkt und in der Körperlängsachse festgelegt. Von den Hinterecken des Sklerites ragt ein Apodempaar (dApvSt; Abb. 20 e–f) in das caudale Kopflumen, an welchem der einzige Stechborstenprotraktor ansetzt (20 f).

Zwischen den beiden Führungsrinnen (Fskl; Abb. 20 c–f) für die Basis der dorsalen Stechborsten ist der mittlere Skleritabschnitt (Po; Abb. 12, 20 c–e, 21) von zahlreichen Porenkanälchen durchzogen. Durch diese mündet eine umfangreiche Drüse [SD, Abb. 20 c–f; SD bei Ramcke (1965), StDr bei v. Kéler (1966)] ins Salivarium. Sie setzt sich, ähnlich wie bei der Schweinelaus (Ramcke 1965), aus einer großen Anzahl vakuolisierter Zellen zusammen, die von der Unterseite des dorsalen Basalsklerites der ventralen Stechborste bruchsackartig bis fast zur ventralen Kopfwand herunterhängt. Die Zellen entstammen der Epidermis der dorsalen Basis des Praementum und sind wahrscheinlich den stark vakuolisierten Epidermiszellen von *Bovicola* (Risler 1951) an derselben Stelle homolog, über die der Autor schreibt: „Eine drüsige Funktion dieses Epithels halte ich für nicht ausgeschlossen".

In Richtung Stechborstenspitze wölbt sich die Porenplatte (Po) des dorsalen Basalsklerites in das Salivarium hinein (Abb. 20 b, c), wobei sie allmählich und mit zunehmendem Abstand vom Hinterrande der Stechborste zu einer Membran ausdünnt. Gleichzeitig schieben sich von den seitlichen Skleritabschnitten Leisten unter die aufgewölbte Porenplatte, die median miteinander verschmelzen (Abb. 20 b–c).

Durch diese Brückenbildung (Br) formt sich ein Rohr, welches das dorsale Vorderende der Stacheldrüse (SD) umschließt (Abb. 20 b). Vor der Stacheldrüse wölbt sich die Brücke (Br) in das Rohrlumen hinein, bis sie schließlich die Form eines umgekehrten U erreicht. Über sie hinweg spannt sich nach wie vor die Membran, zu der sich die Porenplatte (Po) ausgedünnt hat. Beide zusammen legen sich von unten her gegen das umgekehrt U-förmige Ventralsklerit (Spka) der dorsalen Stechborste und dichten damit den Speichelkanal nach ventral ab (Abb. 17 f–i). Diese Beziehung zwischen Speichelkanal und Brückensklerit wird bis zur Spitze der Stechborste beibehalten, obwohl sich die Form des Brückensklerites (Br) noch einmal stark abwandelt. Zunächst trennt sich das Brückensklerit über ein membranöses Zwischenstadium völlig von den seitlichen Skleritabschnitten (Fskl) ab und liegt von da an frei im Lumen der ventralen Stechborste (Abb. 17 g). Gleichzeitig verändert sich sein Querschnitt zu einem fast geschlossenen Rohr. Ein kleiner Randabschnitt des Rohres schiebt sich anschließend in das Rohrlumen hinein (Abb. 17 g), löst die Verbindung mit der übrigen Rohrwand und rundet sich zu einem Skleritstab ab. Die noch verbliebene Rohrwand verformt sich ebenfalls zu einem Skleritstab, der im Querschnitt halbkreisförmig ist. Beide Sklerite verschmelzen dann zu einem einheitlichen runden Stab, der in dieser Form bis zur Spitze der Stechborste reicht (Abb. 17 a–f).

Die seitlichen Skleritabschnitte der ventralen Stechborste (Fskl) verschmälern sich am Vorderende der Salivarium-Tasche. Nach der Trennung vom Brückensklerit (Br) bilden sie ein Paar flacher Skleritleisten im Dach der ventralen Stechborste, die untereinander durch die dorsale Membran – zu der sich die Porenplatte (Po) ausgedünnt hat (Abb. 17 g) – verbunden sind. Über eine weitere, ausgedehnte Membran, die im Ruhezustand der Stechborsten stark aufgefaltet ist, sind die Leisten mit einem unpaaren Ventralsklerit (vSklvSt; Abb. 17 g–h) der ventralen Stechborste verbunden.

Das Ventralsklerit der ventralen Stechborste (vSklvSt) biegt am Hinterende der Stechborstenscheide nach vorne um und setzt sich in dem Vetralsklerit (L) des Stechborstenscheidenbodens bis zum „Limes labialis" fort. Der Knick markiert gleichzeitig das Hinterende der kurzen ventralen Stechborstenscheidenfalte (vFa) (Abb. 20 a–b). Die beiden Apodeme (vApvSt; Abb. 17 i, 20 a–e), die von hier aus nach hinten abgehen, wurden schon weiter oben erwähnt. Cranial des Knickes biegen sich die Seiten des ventralen Stechborstensklerites nach dorsal auf. Das ventrale Sklerit der ventralen Stechborste ist entlang seiner Mittellinie zu einem biegeelastischen Steg ausgedünnt. In dieser Form reicht das Sklerit bis zur Spitze der Stechborste.

3.7.1. Stechborstenspitze (Abb. 22)

Die Spitze des Stechborstenbündels wird durch die ventrale Stechborste und den Speichelkanal gebildet. Durch die sehr enge Packung der Sklerite wird die Spitze sehr massiv. Ihr Durchmesser beträgt ca. 6,7 µm. Die zarteren Führungssklerite der dorsalen Stechborste enden bereits vor der Stechborstenspitze. An einem kurzen Halsstück täuschen Einkerbungen an den Skleriten eine Gliederung der Stechborstenspitze vor (Abb. 22 a). Auf das Halsstück folgt ein etwas dickeres Kopfstück. Es ist an seinem Vorderende mit zähnchen- und tuberkelartigen Auswüchsen besetzt (Abb. 22 b). Ventromedian ist ein Einschnitt zu erkennen. Die Stechborstenspitze erinnert habituell mehr an das Vorderende einer Sonde als an die Spitze eines Stechwerkzeuges. Ihre Struktur läßt keine Rückschlüsse auf eine „Stichelbewegung der Stechborsten" wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) zu.

3.7.2. Die ausgefahrenen Stechborsten (Abb. 17)

Das Vortreiben der Stechborsten und die damit zusammenhängenden Vorgänge sind bei der Schweinelaus (Ramcke 1965) ausführlich beschrieben worden. Aufgrund der weitgehenden morphologischen Übereinstimmung beider Arten bezüglich ihrer Stechborsten und der Muskulatur, dürfte sich dieser Vorgang bei *Hybophthirus* in ähnlicher Weise abspielen.

Bei zwei *Hybophthirus*-Exemplaren, die sich gerade im Häutungsstadium befanden und dazu die Stechborsten ganz ausgefahren hatten, waren die Einfaltungen der Stechborstenscheidenwand und die Veränderungen an den Stechborsten gut zu beobachten. Dabei zeigte es sich, daß die teleskopartige Einfaltung der Wand der Stechborstenscheide dorsal am Vorderende des dorsalen Hypopharynx und ventral am „Limes labialis" stattfindet. Die häutigen Lateralwände stülpen sich entlang der schräge nach hinten verlaufenden Verbindungslinie zwischen der dorsalen Hypopharynx-Spitze und dem „Limes labialis" ein. Die Sklerite der ventralen Stechborstenscheide, Ventralsklerit (L) und Lateralsklerite (LStsch), werden nach vorne in einer einfachen Falte in die ventrale Praeoralhöhle eingelegt (Abb. 17 d, e). Sie drücken von unten her das Stechborstenbündel in die Führungsfalten (Füfa) der Galea. Die kurzen Führungssklerite (dLStsch) des dorsalen Hypopharynx sind nach vorne umgeklappt und liegen zwischen der dorsalen Stechborste und der Galea. Die Stechborsten haben ihren Querschnitt vergrößert. Die Skleritelemente der Stechborsten haben sich weiter voneinander entfernt und sind um ihre Längsachse gedreht (vergleiche Abb. 16 mit Abb. 17). Ihre Verbindungsmembranen, die in der Ruhelage stark aufgefaltet oder aufgerollt sind, spannen sich zwischen den Skleriten aus. Im mittleren Teil der Stechborsten, dort wo sie jetzt durch die Galea und das Hau-



Abb. 21. *Hybophthirus notophallus;* Porenplatte der „Stacheldrüse" von ventral.

stellum geführt werden, macht sich diese Querschnittsvergrößerung am stärksten bemerkbar. Der distale Abschnitt, der aus der Kopfkapsel herausragt, ist eher noch dichter gepackt als in der Ruhelage. An der Basis der Stechborsten sind kaum Veränderungen bemerkbar.

3.7.3. Salivarium und Speicheldrüsenventil (Abb. 12, 20, 21)

Als Salivarium (Sal) ist die Tasche am Hinterende der Stechborstenscheide zwischen der Basis der dorsalen und ventralen Stechborste aufzufassen. In das Salivarium münden von oben her die Speicheldrüsen ein. Durch das Hinterhauptsloch dringen zunächst die 4 Speicheldrüsengänge getrennt in den Kopf ein. Wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) ziehen sie in einer S-förmigen Bahn um das ventrale Horizontalseptum (vHSept) herum nach ventral hinter die Basis der Stechborsten (Abb. 12). Dort vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kurzen Gang und münden von oben in das Salivarium ein.

In der Mündung liegt eine Ventileinrichtung, die in Bau und Lage mit derjenigen der Amblycera (Stöwe 1942, Buckup 1959, Haub 1967), Ischnocera (Risler 1951, Haub 1971) und *Cerobasis (Hyperetes)* (Weber 1938), einem Vertreter der Psocoptera, weitgehend übereinstimmt. Im Gegensatz zu anderen Anoplura (Ramcke 1965, Hirsch 1986) ist bei *Hybophthirus* noch die zugehörige Muskulatur vorhanden.

Die Mündung des Speichelganges liegt genau über der Porenplatte (Po, Abb. 21) der Stacheldrüse (SD), welche sich an dieser Stelle bereits nach oben aufgewölbt hat und das Lumen des Salivarium nahezu verdrängt. Seitlich der Porenplatte legen sich die ovalen Sklerite und die lateralen Sklerite der ventralen Stechborste dicht an, so

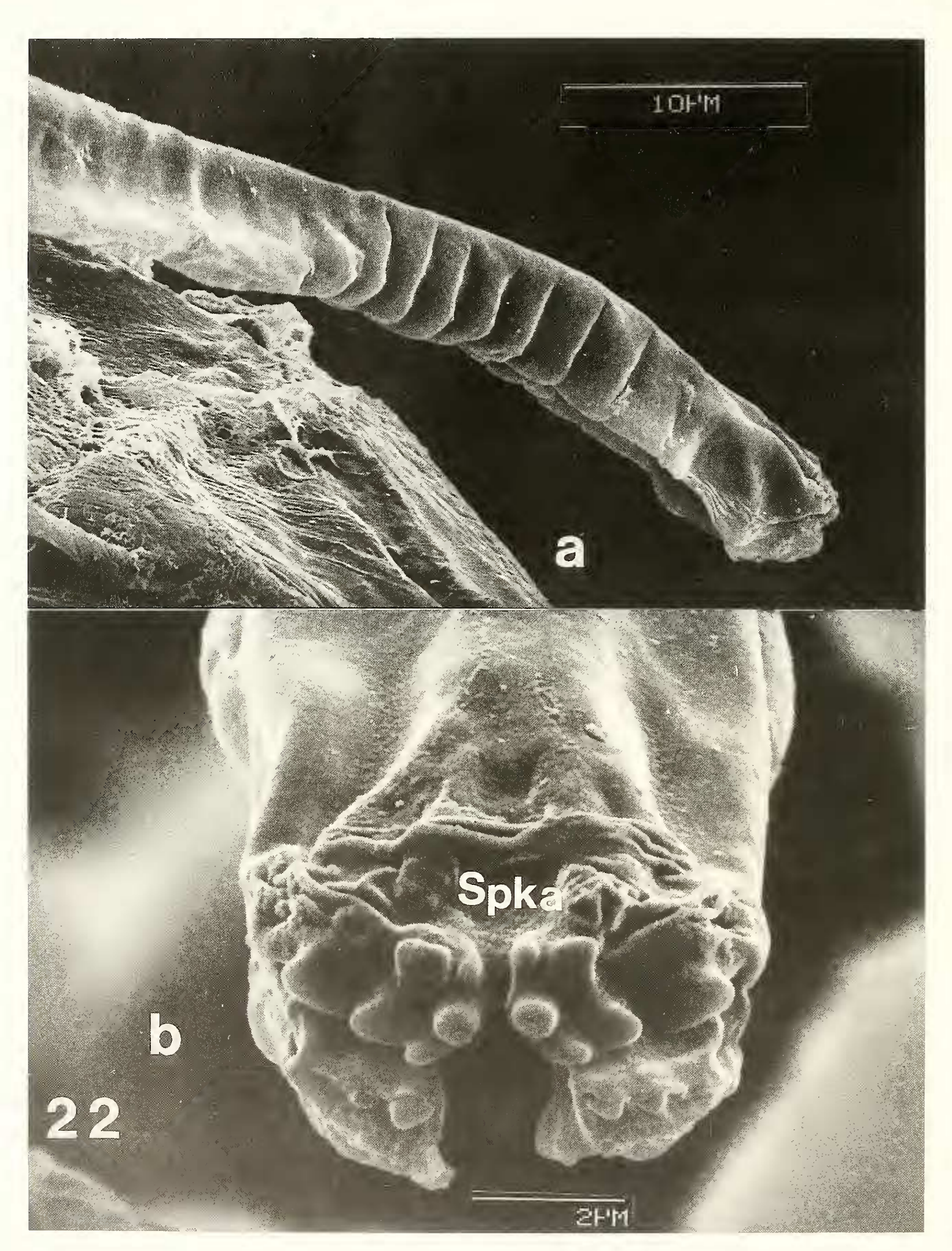


Abb. 22 a–b. Stechborstenspitze von *Hybophthirus notophallus*. – a. Lateralansicht, – b. Die Spitze von vorne.

daß das Lumen des Salivarium stark eingeengt ist. Durch die Lage ihrer Ausmündung kommt für die Funktion der Stacheldrüse nur die eine Möglichkeit in Betracht, daß sie ein Sekret produziert, das dem Speichel beigemischt wird. Eine Produktionsstätte für Schmierflüssigkeit wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) kommt bei *Hybophthirus* nicht in Frage, da sich die Stacheldrüse in den Speichelkanal und nicht zwischen die Lateralsklerite der Stechborstenbasen öffnet.

3.7.4. Besprechung der Stechborsten

Im folgenden will ich zunächst einen Überblick über das Labium und den Hypopharynx, unabhängig von ihrer Einbeziehung in den Stechapparat, geben.

3.7.4.1. Hypopharynx und Salivarium (Abb. 12, 13, 14, 20)

Der Hypopharynx von *Hybophthirus* ist wie bei *Haematopinus* durch eine horizontale Längsfalte in einen dorsalen und ventralen Abschnitt unterteilt. Der dorsale Hypopharynx bildet den Boden des Cibarium (Cib) und stößt mit seiner Spitze zwischen die Galeae (Ga) vor, mit deren caudalen Basen er verwachsen ist. Die Unterseite des dorsalen Hypopharynx bildet das Dach der Stechborstenscheide und grenzt lateral an den membranösen Stipes der Maxille, welcher die Seitenwände der Stechborstenscheide stellt. Der ventrale Hypopharynx bildet die dorsale Stechborste. An der ventralen Basis der dorsalen Stechborste liegen die ovalen Sklerite (ovSkl), deren Innenränder sich rostrad zu einem nach unten offenen, U-förmigen Längssklerit (Spka) verbinden. Im Dach des ventralen Hypopharynx liegt ein Paar rinnenförmiger Skleritleisten (dFüri), die vom Hinterende der horizontalen Einfaltung bis fast zur Stechborstenspitze reichen. Sie entstanden möglicherweise aus dorsalen Lingualskleriten. Vom Hinterende dieser Skleritleisten bis zu den ovalen Skleriten durchzieht jederseits ein Apodem das Lumen des Hypopharynx, das wahrscheinlich dem ventralen Abschnitt der Chitinfäden der Psocoptera, Amblycera und Ischnocera entspricht.

Das Salivarium (Sal) liegt zwischen dem Praementum-Dach und dem Boden des Hypopharynx. Es verschmälert sich nach vorne zu einem Speichelkanal, der durch das Ventralsklerit (Spka) der dorsalen Stechborste und das dorsale Mediansklerit (Br) der ventralen Stechborste begrenzt ist.

3.7.4.2. Labium (Abb. 3, 7, 12, 13, 16, 17, 20)

Das Postmentum (Postm) ist fest mit der Kopfkapsel verschmolzen. Es bildet im Anschluß an die Gula den Medianabschnitt der ventralen Kopfkapsel zwischen den hinteren Tentorialgruben (hTG) und dem Hinterrand des ventralen Membranwulstes (vMbrw). Die bei den Amblycera (Stöwe 1942, Buckup 1959, Risler & Geisinger 1965, Haub 1967) und den Ischnocera (Risler 1951, Haub 1971) übliche kräftige Gelenkmembran zwischen Prae- und Postmentum ist stark verlängert. Sie bildet einen ventromedianen Membranwulst (vMbrw), der sich nach vorne unter die Mundwerkzeuge schiebt und mit den hypostomalen Kopfrändern und dem ventralen Mandibelkörper (vMdk) verwächst. Der ventrale Hinterrand des Praementum hat sich ebenfalls stark verlängert. Er bildet den Boden der Stechborstenscheide zwischen dem „Limes labialis“ und der Stechborsten-Basis. Die Herkunft der seitlichen Skleritleisten (LStsch) des Stechborstenscheidenbodens ist ungewiß, da sie sowohl maxillarer als auch labialer Muskulatur als Ansatz oder Ursprung dienen. Sie

könnten jedoch die Grenze zwischen Praementum und Stipes (Stip) markieren. Das Praementum und seine distalen Anhänge formen die ventrale Stechborste.

Aufgrund der Untersuchungen am Kopf der Schweinelaus *(Haematopinus suis)* kam es zu einer in manchen Punkten von der obigen Darstellung abweichenden Homologisierung der labialen und der gularen Kopfbezirke der Anoplura (RAMCKE 1965). Danach besteht der ventrale Verschluß der Praeoralhöhle aus der nach vorne stark verlängerten Gula und der Boden der Stechborstenscheide hinter dem „Limes labialis" aus dem Postmentum. Diese Deutung beruht auf der zu jener Zeit weit verbreiteten Ansicht (RISLER 1965, 1966, v. KÉLER 1961), wonach die Anoplura aufgrund der Prognathie ihrer Mundwerkzeuge direkt von den Amblycera abstammen sollten. RAMCKE (1965) ging von der Annahme aus, daß bei den Anoplura die hinteren Tentorialgruben wie bei den rezenten Amblycera (zum Beispiel *Trimenopon*) im vorderen Drittel der ventralen Kopfkapsel liegen, ungefähr auf der Höhe des „Limes labialis" von *Haematopinus.* Von dieser Stelle aus sollte sich das gesamte Labium durch Umschlagen des Postmentum nach hinten in die Kopfkapsel hinein verlagert haben. Der ventrale Verschluß der Praeoralhöhle kam nach seiner Meinung durch Vorschieben der Gula zustande.

Gegen diese Deutung sprechen folgende Gründe:

1. Die Prognathie ist ein Grundplanmerkmal der Phthiraptera (KÖNIGSMANN 1960). Also ist die Prognathie der Amblycera und Anoplura plesiomorph in bezug auf die beiden Gruppen und kann nicht zur Begründung einer näheren Verwandtschaft dieser beiden Gruppen herangezogen werden.

2. Die Lage des Hinterrandes des Labium der Amblycera kommt nicht als Ausgangszustand der Anoplura in Betracht. Die hinteren Tentorialgruben liegen bei den Psocoptera, Ischnocera und *Hybophthirus* in der Nähe des Kopfkapselhinterrandes. Daraus ist mit hoher Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß diese im Grundplan der Phthiraptera ebenfalls am Hinterrand der Kopfkapsel gelegen sind. Die Verlagerung nach vorne wäre demnach ein autapomorphes Merkmal der Amblycera, worauf auch möglicherweise der eigenartige Ansatz der Praetentoria am Corpus tentorium (SYMMONS 1952) bei den Amblycera zurückzuführen sein könnte. Wenn aber sowohl im Grundplan der Phthiraptera als auch bei *Hybophthirus,* als bisher einzigem bekannten Vertreter der Anoplura mit Tentorium, die hinteren Tentorialgruben im hinteren Kopfbereich liegen, ist dies auch mit großer Wahrscheinlichkeit für den Grundplan der Anoplura anzunehmen. Daraus folgt, daß auch das Postmentum, dessen Hinterrand auf der Verbindungslinie der beiden hinteren Tentorialgruben liegt, im Grundplan der Anoplura wie bei *Hybophthirus* vollständig mit der Kopfkapsel verwachsen ist. Das Vorderende des Postmentum ist bei *Hybophthirus* durch den Übergang von sklerotisierter Kopfwand in membranöse Kopfwand gekennzeichnet. Hier setzt das Praementum wie bei den Ischnocera und Amblycera über einen Membranwulst an. Dieser ist aber jetzt bei den Anoplura durch die Ausbildung des verlängerten Speichelkanals (Stechborstenbündel) extrem in die Länge gezogen worden. Er bildet außer dem ventralen Verschluß der Praeoralhöhle noch den Boden der Stechborstenscheide.

3. Der embryologische Befund zeigt, daß das Labium zunächst paarig angelegt wird und dann median zu einer unpaaren Unterlippe verschmilzt (FERNANDO 1934, SCHÖLZEL 1937, YOUNG 1953). Dieser unpaare Lappen trennt sich dann schließlich nach dem Umrollen des Embryo durch eine horizontale, von vorne nach hinten einsinkende Falte (ventral fold; YOUNG 1953) in einen dorsalen (ventrale Stechborste) und einen ventralen (ventromediane Kopfkapsel) Abschnitt. Dies bedeutet, daß die Trennfalte zwischen Stechborste und ventromedianer Kopfkapsel auch ontogenetisch der Länge nach durch das Labium angelegt wird und demnach zwei Abschnitte des Labium voneinander trennt.

Die ventrale Stechborste – das Praementum – von *Hybophthirus* gleicht derjenigen anderer Anoplura. Die starken Umbildungen lassen keine im Insektengrundplan vorhandenen praementalen Anhänge mehr erkennen. Die große Porenplatte im

Dach der Praementumbasis, durch die hindurch die „Schmierdrüse" ins Salivarium mündet, scheint bei den übrigen Anoplura nicht oder nicht mehr vorhanden zu sein.

Ramcke (1965) homologisiert eine membranöse Aussackung im Dach der Praementumbasis als verwachsene Glossae. Diese Aussackung dürfte aber dem oberen Vorderende der „Stacheldrüse" von *Hybophthirus* homolog sein, die durch Ausdünnung der Porenplatte zu einer Membran entsteht. Da sie gleichzeitig durch die Brücke der Lateralsklerite unterwandert wird, ragt sie als sackartige Ausstülpung in den Speichelkanal hinein.

Der Hypopharynx von *Hybophthirus* ist wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) durch eine tiefe horizontale Falte in einen dorsalen (Cibariumboden und Stechborstenscheidendach) und einen ventralen Abschnitt (dorsale Stechborste) geteilt. Durch die Hypopharynx-Einfaltung vervollständigte sich die ringförmige Einfaltung um das Stechborstenbündel, die zur Entstehung der Stechborstenscheide führte.

Die ovalen Sklerite, ein Grundplanmerkmal der Psocodea (Königsmann 1960), sind auch bei *Hybophthirus* wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) noch deutlich in der Basis der dorsalen Stechborste zu erkennen. Sie haben bei den Anoplura aber nicht mehr ihre ursprüngliche Funktion als Kondensationsfläche im Dienste der Wasseraufnahme (Rudolph 1982 a, b, 1983), sondern dienen der gegenseitigen Führung der Stechborsten. Nach hinten ragt von den ovalen Skleriten ein Apodem jederseits ins Kopflumen hinein, an denen die drei charakteristischen Muskelpaare des Grundplanes der Phthiraptera (M. tentorio-hypopharyngalis, M hypopharyngo-salivaris, M. dorsalis praementi) ansetzen, so daß an der Homologie der Struktur kein Zweifel besteht.

Vom Vorderrand der ovalen Sklerite ziehen bei *Hybophthirus* Apodeme zum dorsalen Hinterrand der Falte zwischen dem dorsalen und dem ventralen Hypopharynx. Sie sind wegen ihrer Lage im Hypopharynx den ventralen Abschnitten der Chitinfäden homolog, die im Grundplan der Psocodea die Verbindung zwischen dem Cibarialsklerit (Mörser) und den ovalen Skleriten herstellen und dem Wassertransport dienen (Rudolph 1983). Durch die Einfaltung der Stechborstenscheide wurden sie von ihren dorsalen Abschnitten getrennt und dienen nun den dorsalen Längsleisten (Führungsrinnen) der dorsalen Stechborste als basale Stütze. Ihre Erhaltung bei *Hybophthirus* gibt uns einen weiteren Hinweis, daß die Anoplura von Vorfahren mit wohlausgebildetem Wasserdampfaufnahmesystem (Rudolph 1982 a, b, 1983) abstammen.

Die Speichelrinne des Hypopharynx ist bei *Hybophthirus* ventral noch offen im Gegensatz zu allen bisher untersuchten Anoplura. Eine vergleichbare Struktur ist sowohl bei Amblycera als auch bei Ischnocera nicht zu finden. Es ist deshalb anzunehmen, daß sie eine Neubildung der Anoplura ist.

Die dorsalen Führungsrinnen der Stechborsten sind bei *Hybophthirus* und *Haematopinus* (Ramcke 1965) gleich ausgebildet, und ebenso bei allen daraufhin bisher untersuchten anderen Anoplura-Arten. Ihre Homologie mit seitlichen Skleritleisten des Grundplanes des Insektenhypopharynx (z. B. den Fulturae) kann nicht mit der nötigen Sicherheit bewiesen werden. Ebenso könnten sie eine Neubildung im Dach des ventralen Hypopharynx sein, die im Zuge der Stechborstenausbildung entstanden ist.

Die morphologischen Befunde lassen vermuten, daß sich *Hybophthirus* noch auf dem Niveau des Bluttropfenschlürfers befindet. Dabei wird mit den Stechborsten eine Wunde erzeugt, aus der das Blut, vermengt mit gerinnungshemmendem Spei-

chel aus den Labialdrüsen, an die Oberfläche quillt und von dort mit den aneinandergelegten Mandibeln aufgesaugt wird. Diese Art der Nahrungsaufnahme entspricht nach meiner Auffassung einem bestimmten Stadium der Stammesentwicklung der Anoplura (siehe 9.2.).

Zum Grundplan des Hypopharynx und des Labium der Anoplura gehören folgende Merkmale:

– Der Hypopharynx der Anoplura ist durch eine tiefe horizontale Einfaltung in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt unterteilt. Der dorsale Hypopharynx bildet die Wanne des Cibarium und das Dach der Stechborstenscheide. Der ventrale Abschnitt des Hypopharynx bildet die dorsale Stechborste. – An der Basis der dorsalen Stechborste sind die ovalen Sklerite und die ventralen Abschnitte der Chitinfäden des Grundplanes der Psocodea erhalten. Caudad setzen sich die ovalen Sklerite in den Sehnen der Hypopharynxretraktoren fort. – Nach rostral geht von den ovalen Skleriten ein Speichelkanal ab, der im Grundplan der Anoplura unten offen ist. Die dorsalen Sklerite der dorsalen Stechborste sind rinnenförmig und dienen der Führung der Stechborsten. – Die Speicheldrüsengänge münden gemeinsam von oben durch den caudalen Abschnitt des Bodens des ventralen Hypopharynx in das Salivarium ein wie bei *Cerobasis (Hyperetes*, Psocoptera) (Weber 1938) und den Amblycera und Ischnocera und nicht am caudalen Ende des Salivarium. – Die Mündung ist wie im Grundplan der Phthiraptera mit einem Ventil versehen.

Labium: – Das Postmentum der Anoplura ist wie bei den Amblycera und Ischnocera mit der Kopfkapsel verwachsen. Die Verbindungsmembran zwischen dem Postmentum und dem Praementum bildet den ventralen Verschluß der Praeoralhöhle und ist mit dem hypostomalen Kopfrand und der Mandibel verwachsen. Das Praementum liegt in der Stechborstenscheide und bildet die ventrale Stechborste. Der caudale Abschnitt seiner ventralen Basis ist stark in die Länge gezogen und bildet den Boden der Stechborstenscheide. – An der Grenze zwischen Praementum und seiner Verbindungsmembran zum Postmentum liegt eine Querfurche („Limes labialis"), welche die rostrale Abknickung der Sklerite des Bodens der Stechborstenscheide beim Ausfahren der Sklerite vorgibt. – Im Dach des Praementum bildet ein unpaarer Skleritstab den ventralen Verschluß des Speichelkanals. – Am Hinterende des Praementum liegt eine umfangreiche Drüse, die in das Salivarium mündet. Sie ist wahrscheinlich den drüsigen Epidermiszellen des Praementum-Daches der Ischnocera homolog und könnte eine Synapomorphie der Ischnocera + Anoplura sein.

4. Kopfganglien und ihre Nerven (Abb. 23, 24, 25)

Das Oberschlundganglion (Oschlg) von *Hybophthirus* ist nach hinten gelegt (Abb. 23), wie bei allen Phthiraptera. Dadurch liegt das Protocerebrum caudal von Deuto- und Tritocerebrum. Das Ganglion füllt fast das gesamte Kopflumen zwischen dem Hinterrand des Vorderpharynx und dem Vorderrand des dorsalen Horizontalseptum aus. An letzterem ist es durch ein Paar Ligamente aufgehängt. Außerdem wird es noch von einem zarten Muskelpaar getragen, das vom Hinterpharynx seitwärts zur Kopfkapsel zieht. Mit seiner Ventralseite umgreift das Ganglion den Pharynx und umschließt ihn von drei Seiten.

Das Protocerebrum entsendet keine Nerven. Das Deutocerebrum entläßt nach vorne den Antennennerven (NAnt). Der am weitesten rostral gelegene Abschnitt des

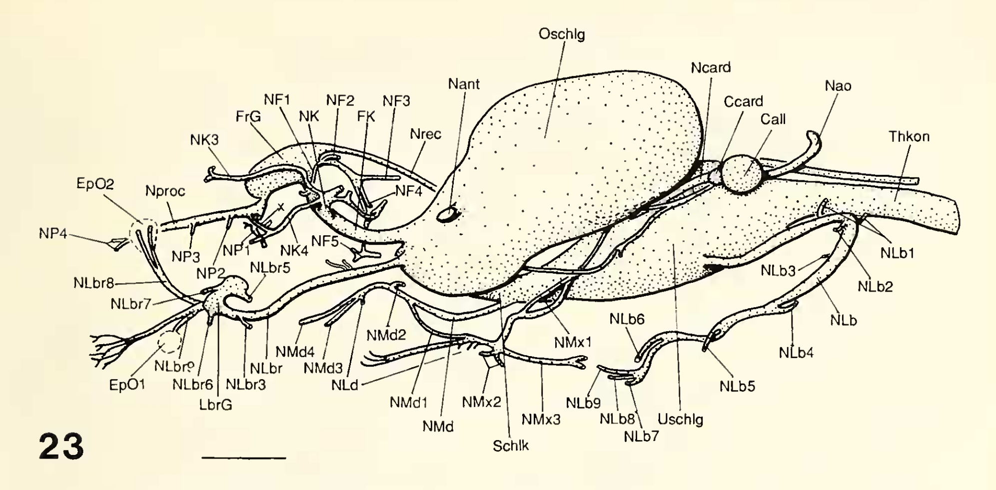


Abb. 23. *Hybophthirus notophallus;* Kopfganglien und ihre Nerven von lateral; *x* = Anastomose zwischen Nk4 und Np1. – Maßstab: 50 µm.

Oberschlundganglion ist das Tritocerebrum, welches auf beiden Seiten des Pharynx stumpfkegelig ausläuft. Wie bei *Trimenopon* (Stöwe 1942), *Bovicola* (Risler 1951), *Myrsidea* (Buckup 1959), *Pseudomenopon* (Haub 1971) und *Phthirus* (Hirsch 1986) treten aus jeder rostralen Spitze ein Labralnerv (NLbr) und ein Frontalkonnektiv (FK) getrennt aus. Bei *Stenopsocus* (Badonnel 1934), *Ornithobius* (Haub 1967) und *Haematopinus* (Ramcke 1965) trennen sich diese Nerven erst nach Verlassen des Tritocerebrum. Die Frontalkonnektive ziehen seitlich vom Pharynx in einem leichten Einwärtsbogen nach dorsocranial und treten über der Mundöffnung unterhalb der Grenze zwischen Clypeus und Frons in das Frontalganglion (FrG) ein. Über eine Tritocerebralkommissur sind die Zentren der beiden Tritocerebra miteinander verbunden. Seitlich vom Pharynx tritt von der Ventralseite des Oberschlundganglion das Nervenpaar der Corpora cardiaca (N. cardiacus) aus.

Knapp hinter der Tritocerebralkommissur verlassen die kurzen Schlundkonnektive ventral das Ganglion. Sie stellen die Verbindung zum Vorderende des Unterschlundganglion (Uschlg) her, das unterhalb vom Oberschlundganglion zwischen Pharynx und Stechborstenscheide liegt. Ventrolateral der Schlundkonnektive entläßt das Unterschlundganglion die Mandibelnerven (NMd), kurz hinter und dorsal von diesen die Maxillennerven (NMx). Der Labialnerv (NLb) tritt auf halbem Wege zum Hinterende des Unterschlundganglion lateral aus und läuft zunächst nach hinten, bevor er um den Hypopharynxretraktor (M 28) herum nach vorne umbiegt (Abb. 23, 24).

Vom Hinterende des Ganglion ziehen die Thorakalkonnektive (Thkon) in den Thorax. Sie liegen in einer gemeinsamen Umhüllung und sind über das ventrale horizontale Septum [Obturaculumlamelle bei *Haematopinus* (Ramcke 1965)] [Bindegewebslamelle bei *Bovicola* (Risler 1951)] an der lateralen Kopfkapsel aufgehängt. Im Bereich des Hinterhauptsloches sind die Thorakalkonnektive völlig vom Obturaculum (Obt) eingeschlossen.

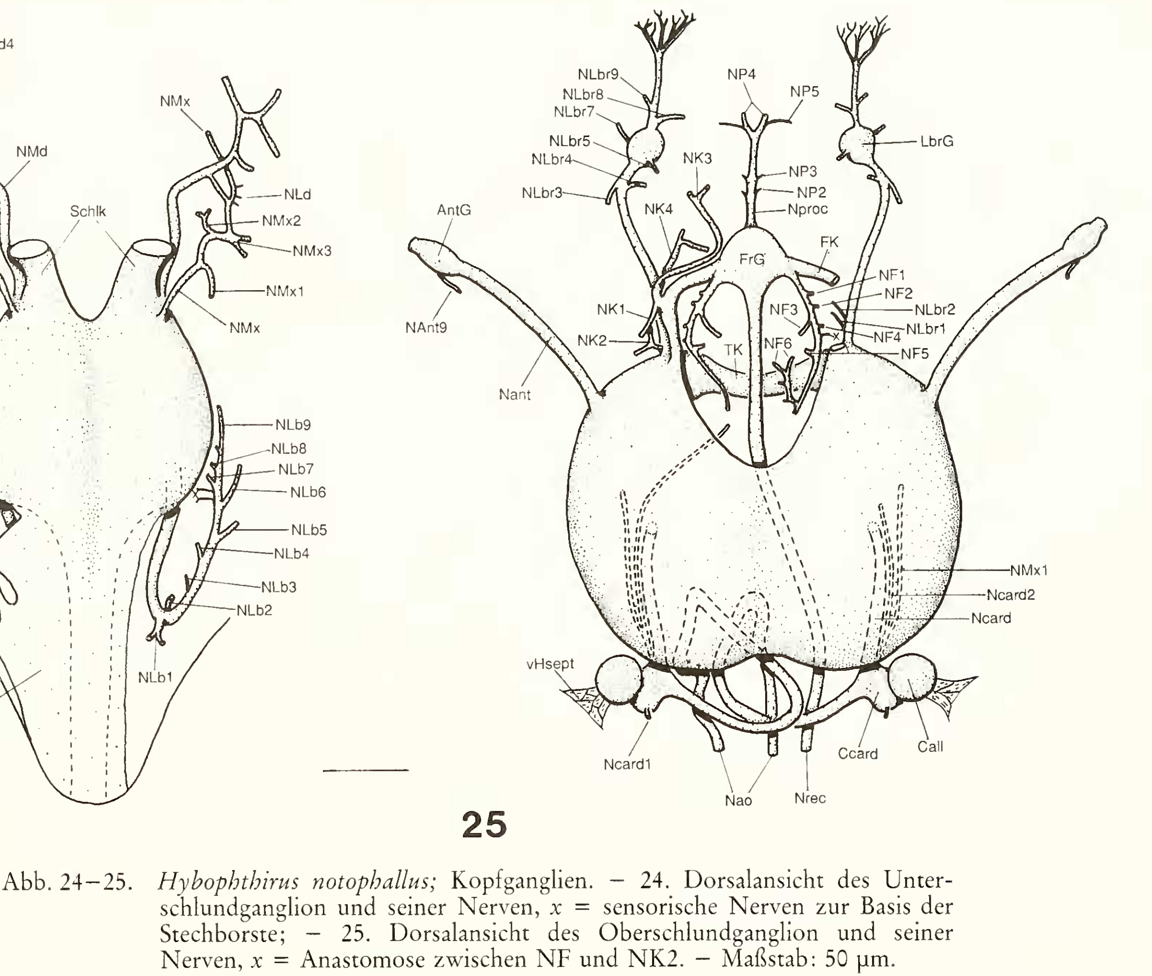


Abb. 24–25. *Hybophthirus notophallus*; Kopfganglien. – 24. Dorsalansicht des Unterschlundganglion und seiner Nerven, *x* = sensorische Nerven zur Basis der Stechborste; – 25. Dorsalansicht des Oberschlundganglion und seiner Nerven, *x* = Anastomose zwischen NF und NK2. – Maßstab: 50 µm.

4.1. Besprechung der Kopfganglien

Die Kopfganglien von *Hybophthirus* entsprechen in ihrer Lage und ihrem Aufbau denen der Amblycera und Ischnocera. Das Protocerebrum entläßt keinen Nerv. Die Fähigkeit, Licht wahrzunehmen, ist bei *Hybophthirus* wohl parallel zur Anpassung seines Wirtes an ein nachtaktives Leben reduziert worden.

5. Kopftracheensystem (Abb. 26)

1 Paar Tracheenstämme dringt vom Thorax her durch das Hinterhauptsloch in den Kopf ein. Der erste Seitenast (T1) verzweigt sich und versorgt den dorsalen Stilettretraktor, die Mandibelmuskeln, die Scapusmuskulatur und das dorsale und das laterale Kopfdach. Der zweite Seitenast (T2) entsendet Zweige an die Thoraxkonnektive und an einen lateralen Fettkörper. Etwas weiter vorne gabeln sich die beiden Hauptstämme in einen dorsalen (T3) und einen ventralen Tracheenast (T4). Der ventrale Ast zieht leicht geneigt zum Vorderende des Unterschlundganglion und biegt dort scharf nach hinten ab. Unmittelbar nach dem Umbiegen gibt er einen Ast (T4/1) nach vorne ab, der die Muskeln der Maxillen versorgt und mit einem ventralen Ast von hinten her in den ventralen Membranwulst eindringt. Der Rest des ventralen Astes gabelt sich und versorgt wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) die Bais der Stilette und deren Muskulatur. Diese Schlingenbildung des ventralen Astes hängt möglicherweise mit der Entstehung der Stechborsten aus Praementum und ventralem Hypopharynx zusammen, deren Basen dabei innerhalb der Kopfkapsel weit nach hinten verlagert wurden. Sie ist auch die morphologische Voraussetzung dafür, daß die Tracheen ihren Erfolgsorganen beim Ausfahren der Stechborsten folgen können, wie von Ramcke (1965) für *Haematopinus* dargestellt wurde. Der dorsale Ast (T3) spaltet sich nach seiner Abgliederung vom Hauptstamm sogleich wieder in einen äußeren (T5) und einen inneren Ast (T6) auf. Der innere Ast gibt 3 Ästchen an das Oberschlundganglion ab und bildet eine Tracheenkommissur zwischen den Tracheenbäumen der beiden Kopfhälften aus. Von dieser Kommissur aus zieht ein Tracheenpaar nach hinten und dringt in das Unterschlundganglion ein. Nach vorne entläßt die Kommissur einen unpaaren Zweig zum Frontalganglion. Vom äußeren Ast (T5) geht zunächst ein ventraler Zweig (T7) ab, der zur Maxille und mit einem Ästchen (T7/1) ventral unter den vorderen Tentorialarmen hindurch in die Antenne zur Muskulatur des Pedicellus zieht. Weiter vorne teilt sich der äußere Ast in zwei etwa gleich starke Zweige, von denen der eine (T8) durch die Antenne bis zu den Sinneszellen ihrer Spitze verfolgt werden kann. Der andere Zweig (T9) versorgt unter sehr starker Verästelung den Labral- und Cibarialbereich und dessen Muskulatur sowie den Vorderpharynx und die dazugehörenden Muskeln und Sinnesorgane.

5.1. Besprechung der Tracheen

Bei *Hybophthirus* fehlt ebenso wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965), *Bovicola* (Risler 1951) und *Ornithobius* (Haub 1967) eine Versorgung des caudalen Ventralbereiches der Kopfkapsel durch Tracheen der prothorakalen Tracheenkommissur, wie sie bei Amblycera (Buckup 1959, Haub 1957) und Psocopteren (Ribaga 1901, Weidner 1983) gegeben ist.

Nach Snodgrass (1935) und Weber & Weidner (1974) sind im Grundplan der Insekten zwei Paar Tracheenstämme vorhanden, die vom Prothorax in den Kopf

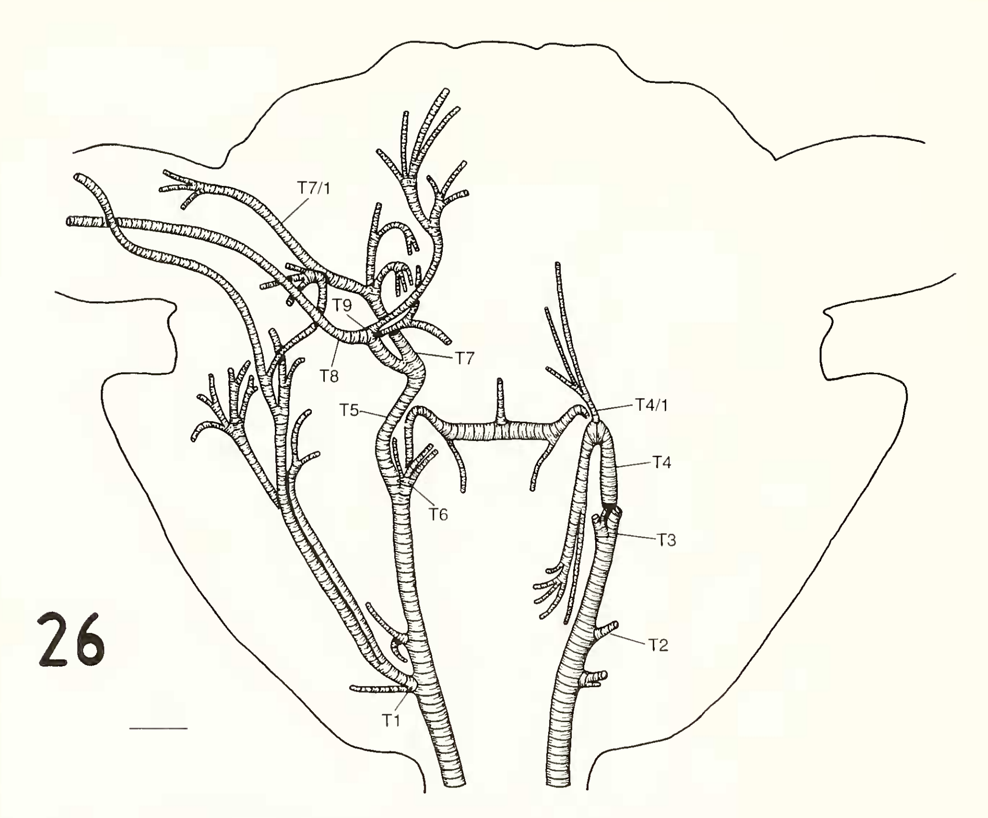


Abb. 26. *Hybophthirus notophallus;* Kopftracheensystem. – Maßstab: 50µm.

ziehen. Da sowohl bei den Ischnocera als auch bei den Anoplura das Hinterhauptsloch durch das Obturaculum eingeengt wird, ist es wahrscheinlich, daß die dadurch eng aneinander liegenden Tracheen einer Körperseite im Laufe der Entwicklung miteinander verschmolzen sind. Ich halte deshalb die Versorgung des Kopfes durch nur ein Tracheenpaar innerhalb der Phthiraptera für stammesgeschichtlich jünger und führe diesen Zustand auf die Ausbildung des Obturaculum zurück.

6. Corpora cardiaca et Corpora allata (Abb. 23, 25)

Die paarigen Corpora cardiaca (Ccard) und Corpora allata (Call) liegen unter dem Hinterende des Oberschlundganglion. Die Corpora allata sind über das ventrale horizontale Septum an der Kopfkapsel aufgehängt. Die Verbindung zum Cerebralganglion stellt der kräftige, paarige Nervus cardiacus (Ncard) her. Dieser verläßt das Oberschlundganglion ventral und zieht parallel dem Oesophagus bis zum Hinterende des Oberschlundganglion. Dort schwillt er zu den länglichen Corpora cardiaca an, denen – wie bei *Bovicola* (Risler 1951) und *Ornithobius* (Haub 1971) – die rundlichen Corpora allata lateral unmittelbar ansitzen.

Nach hinten verlassen die kräftigen Nervi aortici die Corpora cardiaca. Wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) bilden sie im dorsalen Hinterkopf eine zwischen dem dorsalen und ventralen horizontalen Septum gelegene Schlaufe und ziehen dann gemeinsam mit der Aorta durch das Hinterhauptsloch in den Thorax. Nach dorsal

entlassen die C. cardiaca (das heißt die durch sie hindurchziehenden Nerven) den N. cardiacus (Ncard 1), welcher an die Borsten der caudodorsalen Kopfkapsel zieht. Unterhalb der Eintrittsstelle des N. cardiacus tritt aus den Corpora cardiaca je ein Nervenpaar aus (in manchen Schnittserien ließen sich zwei aus den Ccard. austretende Nerven erkennen; in anderen Schnittserien dagegen teilten sich die Nerven erst nachdem sie ein Stück weit einen gemeinsamen Ast gebildet hatten). Der eine Nerv (N. Mx 1), meist dorsal vom anderen gelegen, zieht zur Basis des Maxillarnervs, während der zweite Nerv (Ncard 2), oder der ventrale Ast aus dem gemeinsamen Stamm, den ventralen Pharynxmuskel (M 48) innerviert und möglicherweise eine Verbindung zum NF1 des Frontalganglion herstellt.

6.1. Besprechung der Corpora cardiaca et Corpora allata

Das endocrine retrocerebrale Drüsensystem der Phthiraptera entspricht seinem Aufbau nach dem „lateralisierten Typ" von Cazal (1948). Mit dem Grundschema, wie es Cazal (1948) in seiner Abb. 1 dargestellt hat, stimmt dabei weitgehend die Anordnung bei den Amblycera überein (Stöwe 1942, Cazal 1948, Buckup 1959, Haub 1969). Bei den Ischnocera (Risler 1951, Haub 1971) und *Hybophthirus* ist dagegen dieser „Typ" in der Form abgewandelt, daß die Corpora allata den Corpora cardiaca unmittelbar ansitzen und die Nervi cardiaci ext. et int. jeder Seite miteinander verschmolzen sind.

Hybophthirus fehlt ein Hypocerebralganglion und die nervöse Verbindung zwischen diesem und den Corpora cardiaca.

7. Aorta (Abb. 12, 14, 15)

Die Aorta (Ao) tritt durch das Hinterhauptsloch in den Kopf ein. Sie endet hinter den retrocerebralen Inkretdrüsen. Wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) ist sie durch ein Paar schwacher Muskeln (Aom) am Kopfdach aufgehängt. Dieses entspringt oberhalb des Frontalganglion (Abb. 14, 15) und zieht unter dem Cerebralganglion hindurch zum Vorderende der Aorta.

8. Kopfmuskulatur und ihre Innervierung (Tabelle 1)

8.1. Antennen

8.1.1. Muskulatur (Abb. 4, 5, 6, 11)

Der Scapus wird von zwei Muskeln bewegt, die am vorderen Tentorialarm entspringen.

M 1 M. tentorio-scapalis anterior (v. Kéler: 1.; Matsuda: 51): Er besteht aus 4 Zügen (Abb. 4, 5, 6). Der erste entspringt an der Spitze des Tentorialarmes (Abb. 4), am Übergang zum Clypealligament. Zwei weitere entspringen in der Mitte des Tentorialarmes, an dessen Oberrand (Abb. 4), und der vierte kommt von der Basis des Praetentorium (Abb. 4). Alle Züge setzen gemeinsam vorne oben an der proximalen Gelenkmembran des Scapus an.

Bei *Stenopsocus* (Badonnel 1934) (Psocoptera) besteht der M 1 aus 4 Zügen, die vom Praetentorium zur Basis des Scapus ziehen.

Bei den Amblycera hat der Muskel 1, 2 oder 4 Züge (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Stöwe 1942) und zieht ebenfalls vom Praetentorium zur Scapusbasis.

Den gleichen Verlauf nehmen die 4 Züge des Muskels bei den Ischnocera (Haub 1971, Risler 1951).

Haematopinus (RAMCKE 1965) besitzt einen 4zügigen M 1, der vom Kopfdach zur Scapusbasis zieht. Bei *Linognathus* (STOJANOVICH 1945) verteilen sich die 4 Urspünge des Muskels gleichmäßig auf die ventrale und dorsale Kopfwand und bei *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945), *Pediculus* und *Phthirus* kommen jeweils ein Zug von der ventralen Kopfkapsel und zwei Zügen von der dorsalen Kopfkapsel.

M 2 M. tentorio-scapalis posterior (v. KÉLER 2.; MATSUDA 53):
Er entspringt mit 2 Zügen in der Mitte und an der Basis des Praetentorialarmes (Abb. 4) und greift caudoventral an der Gelenkmembran der Antenne an (Abb. 6).

Der M 2 der Psocoptera (BADONNEL 1934) zieht mit drei Zügen vom Praetentorium zur Scapusbasis.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) und Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) hat der Muskel jeweils 2–3 Züge und zieht ebenfalls vom Praetentorium zur Scapusbasis.

Haematopinus (RAMCKE 1965), *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945), *Linognathus* (STOJANOVICH 1945), *Pediculus* und *Phthirus* besitzen einen 2zügigen M 2, welcher am Kopfdach entspringt.

Die Psocoptera (BADONNEL 1934) und Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) haben noch einen weiteren Scapusmuskel (M. remotor antennae), der ebenfalls vom Praetentorium zur Antennenbasis zieht.

Pedicellus und Flagellum werden von zwei Muskeln bewegt, die am Basalrand des Scapus entspringen.

M 3 M. scapo-pedicellaris lateralis (v. KÉLER 5., MATSUDA –):
Der Muskel entspringt mit 3 Zügen am Vorderrand (Abb. 5), am Unterrand und am Hinterrand (Abb. 6) der Scapusbasis. Alle Züge inserieren gemeinsam caudodorsal an der Gelenkmembran zwischen Scapus und Pedicellus.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) ist der Muskel dreizügig.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) besteht er aus 1–2 Zügen und bei den Ischnocera (RISLER 1951, HAUB 1971) aus zwei Muskelzügen, die von der Scapusbasis zum proximalen Rand des Pedicellus führen.

M 4 M. scapo-pedicellaris medialis (v. KÉLER 6., MATSUDA –):
Er entspringt mit zwei Zügen in der Mitte des Vorderrandes (Abb. 5) und unten am Hinterrande der Scapusbasis (Abb. 6) und verläuft nach vorne unten an die Gelenkmembran zwischen Scapus und Pedicellus.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) ein 3zügiger Muskel, bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) ein 2zügiger Muskel und bei den Ischnocera ein 2zügiger *(Ornithobius;* HAUB 1971) oder 3zügiger *(Bovicola;* RISLER 1951) Muskel, der von der Scapus- zur Pedicellusbasis führt.

Die Anordnung der Muskeln M 1 – M 4 bewirkt bei *Hybophthirus* eine rotierende Bewegung der Antennen, was an lebenden Tieren gut beobachtet werden kann.

8.1.2. Innervierung (Abb. 5, 11, 23, 25)

Der Antennennerv (NAnt) tritt seitlich aus dem Cerebralganglion (Oschlg) aus (Abb. 23, 25). Er zieht schräg nach vorne außen, hinter den Praetentorialarmen vorbei, zwischen die Scapusmuskulatur. Dort erweitert er sich zu einem Ganglion (AntG; Abb. 5), von dem aus mehrere motorische und sensorische Nerven zur Versorgung der Antennenbasis und der Kopfkapsel abgehen. Zwei dieser Nerven (NAnt2, NAnt3; Abb. 5) anastomosieren und versorgen den M 1, ein weiterer Nerv (NAnt4; Abb. 5) den M 2. In den Scapus ziehen 3 motorische Äste (NAnt5, NAnt6, NAnt7; Abb. 5) zu den Muskeln M 5 und M 6. Ein sensorischer Ast (NAnt8) innerviert die taktilen Sinnesorgane des Scapus. Ein weiterer sensorischer Ast (NAnt9;

Abb. 5, 25) verläßt das Ganglion caudodorsal und zieht parallel zum Hauptnervenast zurück ans Clypealligament und an die Sinnesborsten des „Augenhügels" und der dorsalen Kopfkapsel.

Vom Antennenganglion aus zieht der Hauptast (NAnt1) (Abb. 5) in den Pedicellus. In dessen Mitte gibt er einen Seitenast (NAnt10) ab, der Fasern an die Sinnesborsten des Pedicellus und das Johnstonsche Organ (JO; Abb. 5) entsendet. Letzteres besteht bei *Hybophthirus* aus zwei Skolopidienbündeln. Diese sind zwischen der Mitte der Vorderwand des Pedicellus und dessen Gelenkmembran mit dem Flagellum ausgespannt. Beim Eintritt ins Flagellum spaltet sich der Antennennerv in zwei Äste (NAnt1a, NAnt1b; Abb. 5, 11c). Diese ziehen einander parallel zur Antennenspitze, wobei sie mit feinen Seitenzweigen die Sinneshaare der Geißelglieder innervieren. Im letzten Antennenglied dringen sie unter starker Verästelung in den Sinneszellkomplex unter dem Membranfeld (aSf; Abb. 5) der Antennenspitze ein.

8.1.3. Besprechung der Antennenmuskulatur

Dem Scapus von *Hybophthirus* fehlt der M. remotor antennae. Er fehlt ebenso den Ischnocera. Dagegen besitzen die Psocoptera und die Amblycera diesen zum Grundplan der Insektenantenne gehörenden Muskel.

Sämtliche Scapusmuskeln (**M 1, M 2**) entspringen bei *Hybophthirus* auf dem vorderen Tentorialarm. Dieser Ursprungsort der Scapusmuskulatur stimmt mit demjenigen der Amblycera und Teilen der Ischnocera überein und muß deshalb als ursprünglich für die Phthiraptera gelten. Bei *Lepinotus* (Psocoptera) (SYMMONS 1952) entspringt ein Teil der Antennenmuskulatur auf dem dorsalen Tentorialarm. Nach Ansicht der Autorin ist dies der ursprüngliche Zustand bei den Psocoptera.

Die Reduktion des M. remotor antennae tritt nur bei den Anoplura und Ischnocera auf und ist vermutlich eine Synapomorphie dieser beiden Gruppen.

Die Verlagerung des Muskelursprunges bei allen Anoplura (außer *Hybophthirus*) auf die dorsale Kopfkapsel oder auf die dorsale und ventrale Kopfkapsel könnte zumindest zweimal aus dem bei *Hybophthirus* vorliegenden ursprünglichen Zustand hervorgegangen sein. Mit Ausnahme von *Hybophthirus* sind in einer Stammlinie der Anoplura bei der Reduktion des Praetentorium alle Scapusmuskeln auf die dorsale Kopfkapsel gewandert. In der anderen Stammlinie ist nur ein Teil der Anheftungsstellen der Scapusmuskeln auf die dorsale Kopfkapsel verlagert, während ein Muskel auf der ventralen Kopfkapsel entspringt.

Die Muskulatur des Pedicellus (**M 3, M 4**) von *Hybophthirus* unterscheidet sich nicht von derjenigen der anderen Psocodea-Gruppen. Der Grundplan der Pedicellusmuskulatur der Anoplura ist deshalb derselbe, der auch für die Psocodea anzunehmen ist.

8.2. Labrum, äußerer und innerer Nahrungskanal

8.2.1. Muskulatur (Abb. 1, 3, 4, 12, 13, 14, 15)

Zum Labrum sowie zum prae- und postoralen Nahrungskanal gehören folgende Muskeln, die vom stomatogastrischen Nervensystem versorgt werden.

M 5 M. fronto-labralis (v. KÉLER 8., MATSUDA 62):
Ein paariger Muskel, der nahe der Kopfmitte am Hinterrand des Clypeus entspringt (Abb. 1, 12, 13) und dorsolateral am Labralsklerit ansetzt (Abb. 12, 14). Er zieht das membranös gelagerte Labralsklerit nach hinten.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, RIBAGA 1901, SYMMONS 1952, WEBER 1938) zieht der Muskel von der Frons zum Hinterrand des Labrum.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) verläuft der Muskel vom Hinterrand des Clypeus zum Hinterrand des Labrum. Er ist bei *Trochiloecetes* (HAUB 1983) zweizügig und besonders stark ausgebildet.

Bei Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951, SYMMONS 1952) zieht er vom Hinterrand des Clypeus zum Labralsklerit.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) entspringen die M 5 beider Kopfhälften dicht nebeneinander am Clypeus, zwischen den Cibarialmuskeln und setzen an einer gemeinsamen Sehne des Labralsklerites an. Bei *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) entspringt er vor den Cibarialmuskeln und bei *Linognathus* (STOJANOVICH 1945), *Pediculus* (STOJANOVICH 1945) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) lateral der Cibarialmuskeln. Das Muskelpaar setzt jeweils getrennt am Labralsklerit an.

M 6 M. labro-epipharyngalis (v. KÉLER 7., MATSUDA 63):
Ein Muskelpaar, das lateral des M 5 am Labralsklerit entspringt (Abb. 12, 13) und horizontal zu den Hinterecken des Fulcrum zieht (Abb. 13, 16 a–f). Es schiebt das Fulcrum nach vorne und stülpt dabei die Proboscis aus, wobei die Zähne des Haustellum nach außen gedreht werden.

Bei den Psocoptera, Amblycera und Ischnocera (BADONNEL 1934, BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1971, 1983, RIBAGA 1901, RISLER 1951, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) besteht der Muskel aus einem oder mehreren Bündeln, die an der Oberlippe teils vor und teils seitlich des Ansatzes von M 5 entspringen und zum Epipharynx ziehen.

Bei *Haematopinus, Neohaematopinus, Linognathus, Pediculus* und *Phthirus* (HIRSCH 1986, RAMCKE 1965, STOJANOVICH 1945) verläuft der M 6 in derselben Weise wie bei *Hybophthirus.*

M 7 M. fronto-epipharyngalis (v. KÉLER 9., MATSUDA 61):
Ein kräftiges Muskelpaar, das auf der Frons medial des M. fronto-buccalis lateralis entspringt (Abb. 1) und an den Tormae-Sehnen ansetzt (Abb. 13, 16 c–e). Es zieht das Haustellum zurück.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) ist der M 7 ein einzügiges Muskelpaar, das von der Frons zu den Hinterecken der labralen Innenwand zieht.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) und Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951, SYMMONS 1952) entspringt der Muskel am Kopfdach, seitlich vom Frontalganglion und setzt seitlich am Epipharynx an.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Neohaematopinus* und *Linognathus* (STOJANOVICH 1945) sowie *Pediculus* und *Phthirus* (HIRSCH 1986) zieht der M 7 von der Frons zu den Hinterecken des Fulcrum.

M 8 M. clypeo-palatalis (v. KÉLER 43., MATSUDA 81):
Dieser Muskel ist in 7 paarige Portionen (M 8 a–g; Abb. 1) geteilt und setzt an 3 Stellen auf dem Dach des Cibarium an (Abb. 12). Das erste Bündel (M 8a) zieht vom rostrolateralen Clypeus zum Epipharyngalsklerit I (Abb. 12). Es öffnet das Druckknopfventil am Vorderende des Cibarium. Die Muskelportionen M 8 b–c entspringen gemeinsam mit M 8a (Abb. 1). Die Züge M 8 d–f in einer Reihe am hinteren Drittel des Clypeus medial der folgenden Muskeln. Alle zusammen (M 8 b–f) setzen am Epipharyngalsklerit II an (Abb. 12). Sie heben das membranöse Gaumendach und sind somit der Motor der Cibariumpumpe. Das letzte Muskelbündel (M 8g) entspringt am Clypeusseitenrand und der Epistomalleiste (EpL) und zieht nach caudomedial zu der Querfalte (QuwMö) am Hinterrand des Cibariumdaches.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, RIBAGA 1901, WEBER 1938) ist der M 8 ein kräftiger Muskel, dessen Ursprung den gesamten Postclypeus einnimmt. Er setzt am Epipharyngalsklerit und mit 1–2 schwachen Zügen weiter vorne am Cibarialdach an.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) und Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) ist der Muskel je nach Reduktionsgrad des Mörser-Pistill-Apparates angelegt. Ist wie bei *Colpocephalum* (SYMMONS 1952) und *Bovicola* (RISLER 1951) ein wohlausgebildetes Pistill vorhanden, setzt die Hauptmasse des Muskels daran an und wie bei *Hybophthirus,* schwächere Züge am Vorder- und Hinterrand des Gaumendaches. Ist jedoch das Pistill reduziert, verteilen sich die

Ansätze der einzelnen, mehr oder weniger gleichgroßen Züge über das gesamte Dach des Cibarium.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) setzt sich der M. clypeo-palatalis aus 6 Muskelzugpaaren zusammen, die hintereinander auf dem Dach des Cibarium ansetzen. Bei *Pediculus* (STOJANOVICH 1945) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) sind es 4, bei *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) und *Linognathus* (STOJANOVICH 1945) je 3 Muskelzugpaare, die vom Clypeus zum Gaumendach ziehen.

M 9 M. clypeo-buccalis (v. KÉLER 44., MATSUDA 82):
Er entspringt unmittelbar hinter dem M 8g am Clypeus und der Epistomalleiste (Abb. 1), zieht vor und unter den Frontalkonnektiven vorbei auf die Epiglottis (Epigl; Abb. 12).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) besitzt der Muskel 4 Bündel, die vom Postclypeus zum Vorderpharynx ziehen.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) zeigt der Muskel ein oder zwei Züge, die vom Clypeus zur Mundöffnung ziehen, ebenso bei den Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951).

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Phthirus* (HIRSCH 1986) und *Pediculus* (STOJANOVICH 1945) ist der M 9 ein einzügiger Muskel, der ähnlich wie bei *Hybophthirus* vom Clypeus zum Pharynx-Eingang zieht. Bei *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) und *Linognathus* (STOJANOVICH 1945) scheint der Muskel zu fehlen.

M 10 M. fronto-buccalis anterior (v. KÉLER 45., MATSUDA 83):
Er zieht über die Frontalkonnektive hinweg an die Seiten der Schlucktasche (Abb. 12, 13). Sein Ursprung liegt hinter M 9 am Clypeus (Abb. 1).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, RIBAGA 1901) zieht der Muskel von der Epistomalleiste zum Vorderpharynx.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942) besitzt der Muskel ebenfalls nur einen Zug, welcher von der Frons-Clypeus-Grenze zum Vorderpharynx verläuft, wo er meist kurz hinter dem Mundspalt ansetzt.

Bei den Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) herrschen gleiche Verhältnisse wie bei den Amblycera.

Der Muskel fehlt bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Pediculus* (STOJANOVICH 1945), *Phthirus* (HIRSCH 1986), *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) und *Linognathus* (STOJANOVICH 1945).

An den kurzen Hinterarmen des Cibarium (CSH) setzen zwei Muskelpaare des dorsalen Hypopharynx an.

M 11 M. fronto-hypopharyngalis (rao) (v. KÉLER 41., MATSUDA 74):
Er entspringt am dorsalen Kopfdach zwischen M 7 und M 13 (Abb. 1) und zieht schräg nach vorne unten, unter den Frontalkonnektiven hindurch zur Mundöffnung (Abb. 13).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) ziehen die vier Züge des Muskels vom cranialen Abschnitt der Frons und der Epistomalleiste an die Hinterecken des Cibarium.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983) besitzt der Muskel 2–4 Portionen und verläuft vom Kopfdach zur Mundöffnung.

Bei den Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951, SYMMONS 1952) ziehen die 2–3 Bündel des Muskels von der dorsalen Kopfkapsel zu den Mundwinkeln.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Phthirus* (HIRSCH 1986) und *Pediculus* ist der Muskel einzügig wie bei *Hybophthirus*, entspringt am Kopfdach und setzt an den Mundwinkeln an.

M 12 M. tentorio-buccalis anterior (v. KÉLER 48., MATSUDA 87):
Der ventrale Muskel der Mundwinkel entspringt an den Rudimenten der hinteren Tentorialarme (hTA; Abb. 4). Er steigt gemeinsam mit dem ventralen Pharynxmuskel (M 15) zunächst steil an, biegt dann nach vorne zur Mitte hin ab (Abb. 13) und zieht über die Schlundkonnektive und die Tritocerebralkommissur hinweg zu den Hinterarmen des Cibarium, wo er unterhalb des M 11 ansetzt (Abb. 12).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) setzt sich der Muskel aus zwei schwachen Muskelportionen zusammen, die vom Corpus tentorium zum Cibariumboden ziehen.

Bei den Amblycera entspringt der ein- oder zweizügige Muskel entweder an der Basis des Praetentorium (gemeint ist hier der Übergang zum Posttentorium) *(Pseudo-*

menopon, HAUB 1967; *Myrsidea*, BUCKUP 1959), am Übergang Tentorialbrücke – Posttentorium *(Tricholoecetes*, HAUB 1983) oder auf dem Posttentorium *(Colpocephalum*, SYMMONS 1952). Er inseriert jeweils an den Hinterarmen des Cibariumsklerites (CSH).

Bei den Ischnocera zieht der Muskel vom Posttentorium *[Bovicola* (RISLER 1951), *Ornithobius* (HAUB 1971)] oder der Tentorialbrücke *[Philopterus* (SYMMONS 1952)] zu den Hinterecken des Cibarium.

Bei *Phthirus* (HIRSCH 1986) und *Pediculus* entspringt der Muskel ventrolateral an der Kopfkapsel. Ansatz und Verlauf gleichen demjenigen bei *Hybophthirus*. Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) ist der Muskel nicht eindeutig zu homologisieren, doch ist er nach meiner Ansicht in dem Bündel 8 a–c (bei RAMCKE 1965) enthalten, welches von der ventrolateralen Kopfwand über die Schlundkonnektive hinweg zum Pharynx zieht.

Am Pharynx setzen folgende 4 Muskelpaare an, von denen die drei dorsalen vor dem Oberschlundganglion liegen.

M 13 M. fronto-buccalis posterior (v. KÉLER 46., MATSUDA 84):
Die beiden Züge dieses Muskels (M 13a, b) entspringen nebeneinander an der Frons (Abb. 1), medial von M 11 und setzen hintereinander am Dach des Pharynx an (Abb. 12).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, WEBER 1938) zieht der Muskel von der Frons dorsal zum Pharynx.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) besitzt der M 13 2–3 Portionen (bei *Trimenopon* 5), die dorsal am Pharynx zwischen die Ringmuskeln eingreifen.

Bei den Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951, SYMMONS 1952) verlaufen die zwei Bündel dieses Muskels ähnlich wie bei *Hybophthirus*. Ein dritter Muskelzug inseriert bei *Ornithobius* (HAUB 1971) dorsal und bei *Bovicola* (RISLER 1951) an den dorsalen Seitenkanten des Vorderpharynx. Hierbei handelt es sich um das Homologon des M 14 von *Hybophthirus*, den ich als M. fonto-buccalis lateralis bezeichne. In vergleichbarer Weise kommt dieser auch bei *Pseudomenopon* (HAUB 1967), *Trochiloecetes* (HAUB 1983) und *Myrsidea* (BUCKUP 1959) vor.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Pediculus* (STOJANOVICH 1945), *Linognathus* (STOJANOVICH 1945) und *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) besteht der M 13 aus zwei kräftigen Portionen, die an der Frons ihren Ursprung haben und zum Dach der Pharynx-Pumpe ziehen. Bei *Phthirus* (HIRSCH 1986) besteht der Muskel aus einem Bündel.

M 14 M. fronto-buccalis lateralis:
Dieser Muskel entspringt an der seitlichen Frons, oberhalb der Antennenbasis und lateral von M 7 (Abb. 1). Er greift an der Seitenwand des Pharynx an (Abb. 13). Der M. fronto-buccalis lateralis ist in dieser Art und Weise seines Ansatzes und seines Ursprunges bei allen Anoplura vorhanden. Er hat sich wahrscheinlich vom hinteren dorsalen Dilatator des Vorderpharynx abgespalten. Der seitliche Pharynxmuskel der Psocoptera (D bei BADONNEL 1934; f bei RIBAGA 1901) ist dagegen vermutlich ein Zug des M. fronto-hypopharyngalis.

M 15 M. tentorio-buccalis posterior (v. KÉLER 50., MATSUDA 88):
Er entspringt caudal der hinteren Tentorialarme (hTA) an der ventrolateralen Kopfkapsel (Abb. 4) und zieht gemeinsam mit dem M 12 zum Pharynx (Abb. 12, 13). Dort setzt er ventral an den Seitenwänden des Pharynx auf der Höhe des M 13 an.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, RIBAGA 1901, SYMMONS 1952) besteht der Muskel aus einer Reihe von schwachen Muskelzügen, die von der Tentorialbrücke an den Pharynxboden ziehen.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) ist der Muskel ebenfalls in eine Reihe von schwachen Muskelzügen aufgeteilt, die auf der Tentorialbrücke und der ventrolateralen Kopfwand entspringen und an der ventralen und lateralen Pharynxwand ansetzen.

Ischnocera: Bei *Bovicola* (RISLER 1951) besitzt der Muskel 2 Bündel, die sich zwischen Posttentorium und der Unterseite des Vorderpharynx ausspannen. RISLER beschreibt einen zusätzlichen schwachen Muskel (M 42), welcher von der Occipitalleiste zur Seitenwand des Hinterpharynx zieht. Bei *Ornithobius* entspringt der kräftige Muskel am Posttentorium und setzt an der Seitenwand des Pharynx an.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Phthirus* (HIRSCH 1986) und *Pediculus* sind Ursprung, Verlauf und Ansatz des Muskels gleich wie bei *Hybophthirus.*

M 16 M. transversalis buccae (QM) (v. KÉLER 67.):
Ein Muskelzug (QM; Abb. 14, 15), der sich zwischen den Hinterarmen des Cibarium quer über die Mundöffnung spannt.

M 17 M. logitudinalis stomodaei (HTM) (v. KÉLER 69.):
In der Mitte des M 16 setzt ein paariger Muskel an, der über den Kehldeckel (Epigl) hinweg zieht und von den dorsalen Vorderecken der Schlucktasche (Dev) kommt (Abb. 12, 14).

M 18 M. anularis stomodaei (v. KÉLER 68.):
Den Vorderpharynx umspannen eine Reihe sehr kräftiger Ringmuskeln (RM; Abb. 14, 15), die teilweise ganz um den Pharynx herumreichen, teilweise aber nur von einer Seitenkante zur nächsten ausgespannt sind. Hinter der Tritocerebralkommissur läßt die Ringmuskulatur an Umfang allmählich nach.

Auffällig ist eine Muskelverschmelzung am ventrolateralen Vorderende des Pharynx. Der vorderste Ringmuskel verschmilzt beiderseits mit einem längsverlaufenden Muskelpaar (LM; Abb. 15). Dieses beginnt im vorderen Drittel des Pharynx und zieht entlang dessen unterer Seitenkante bis an den Hinterrand des Cibariumbodens. Dieser Muskel dürfte dem M. sitophori pharyngis homolog sein, der bei *Bovicola* (RISLER 1951) und *Ornithobius* (HAUB 1971) auftritt.

8.2.2. Innervierung (Abb. 12, 13, 23, 25)

Die sensorische und motorische Innervierung des Vorderkopfes und des Nahrungskanals erfolgt durch den N. labralis (NLbr; Abb. 23, 25) sowie durch das Frontalganglion (FrG; Abb. 23, 25) und seine Konnektive.

8.2.2.1. Der Labralnerv (NLbr) (Abb. 13, 23, 25)

Der Labralnerv verläßt das Oberschlundganglion unterhalb der Frontalkonnektive. Er führt nur sensorische Fasern. Der Nerv zieht seitlich des Epipharynx craniad und entläßt dabei mehrere Seitenäste. Der erste Seitenast (NLbr1) zieht in einem Bogen mediad zum Cibarialsinnesorgan (CSO). Der unmittelbar nach NLbr1 abzweigende zweite Seitenast (NLbr2) zieht ebenfalls, allerdings in einem erheblich größeren Bogen, zum CSO (möglicherweise bestand das CSO ursprünglich aus 2 Paaren, worauf auch die 4 Kanäle, mit denen es ins Cibarium mündet, hindeuten). Der dritte Seitenast (NLbr3) innerviert die Seitenwand des Cibarium. Der vierte Seitenast (NLbr4), welcher den Hauptast verläßt, zieht über das Tentoriocibarialligament hinweg zum Gaumendach und innerviert dieses seitlich vom Epipharyngalsklerit II (EpsklII). Auf der Höhe des Fulcrumhinterrandes schwillt der Labralnerv zu einem wenig kernigen Ganglion (LbrG) an. Daraus entspringt ein Seitenast (NLbr5), der das Clypeolabralligament innerviert und ein ventraler Ast (Nlbr6), welcher an die Seitenwand der Praeoralhöhle zieht. Ein feiner lateraler Seitenast (NLbr7) des Ganglion versorgt die Borsten des Clypeus. Der Hauptast zieht vom Ganglion aus weiter in Richtung Kopfspitze. Von ihm zweigt sich ein weiterer Ast (NLbr8) zur Mitte hin ab, der das hintere Epipharyngalorgan (EpO II; Abb. 23) innerviert. Der nächste Seitenzweig (NLbr9) zwängt sich zwischen dem Fulcrum (Fulc) und dem M 6 hindurch und zieht zum Epipharyngalorgan I (EpO I; Abb. 25). Cranial verästelt sich der Labralnerv stark und versorgt das Haustellum und die Borsten des Labralsklerites.

8.2.2.2. Das Frontalganglion und seine Konnektive (Abb. 12, 13, 14, 15, 23, 25)

Das Frontalganglion (FrG; Abb. 23, 25) liegt unterhalb der Clypeus-Frons-Grenze. Von oben gesehen gleicht sein Umriß einem gleichschenkeligen Dreieck, dessen Spitze nach rostral weist. An seinen Hinterecken treten ventral die Frontalkonnektive (FK; Abb. 13, 25) aus, welche ventrocaudad um die M 11 herum zum Oberschlundganglion führen, wo sie unterhalb der M 14 in die nach vorne ragenden Spitzen des Tritocerebrum eindringen. Kurz nach seinem Austritt aus dem Frontalganglion entläßt das Frontalkonnektiv nach dorsal einen Nervenast (NK), der sich sofort in ein Quartett (NK1–4; Abb. 13, 25) aufspaltet. Der erste Ast (NK1) versorgt die Muskeln M 11 und M 14. Der zweite Ast (NK2) innerviert den M 7. Der nächste Ast (NK 3) zieht dorsolateral am Frontalganglion vorbei zum M 5 und der vierte Ast (NK 4) zieht in Richtung Gaumendach und versorgt die Muskelzüge M 8 c–g. Außerdem verbindet er das Frontalkonnektiv mit dem N. procurrens.

Über den Konnektiven tritt aus den Hinterecken des Frontalganglion ein Nerv (NF1; Abb. 13, 23, 25) hervor, der nach hinten zieht und mit Seitenzweigen zunächst die Muskeln M 9 und M 10 versorgt, sowie alle Ringmuskeln des Pharynx vor dem hinteren Zug des M 13. Anschließend versorgt er die beiden Züge des M 13 und biegt danach nach ventral ab. Beim Vorbeiziehen am M 14 erhält dieser einen kleinen Seitenast; der M 14 wird dadurch doppelt innerviert. Nachdem der NF1 die Anastomose des NK aufgenommen hat (Abb. 25), steigt er schräge nach innen in Richtung Pharynx-Seitenwand ab. Über einen kurzen Seitenzweig, der nach vorne abgeht, innerviert er den M 12. Danach zieht er parallel zum Pharynx nach hinten und dringt in den M 15 ein. Der NF1 der rechten Körperseite gibt vor seinem Eindringen in den M 15 einen weiteren Seitenast ab, der die M 12 beider Kopfhälften innerviert sowie durch weitere kleine Seitenäste die ventrale Ringmuskulatur des Pharynx (Abb. 25).

Ein unpaarer Nerv (NTK) verläßt die Tritocerebralkommissur craniad (Abb. 25). Er gabelt sich sofort und zieht mit einem Ast zu der ventralen Ringmuskulatur des Pharynx. Der andere Ast teilt sich ein weiteres Mal und innerviert die M 15 beider Kopfhälften. Dabei dringt der Ast der rechten Seite zusammen mit dem NF1 in den Muskel ein, während der linke Ast getrennt vom NF1 weiter hinten in den Muskel eindringt.

Von den Corpora cardiaca (Ccard) erreicht ein Nervenpaar (Ncard2; Abb. 25) die M 15 und dringt oberhalb der Tritocerebralkommissur in sie ein, nachdem es diese ein kurzes Stück begleitet hat.

Zwischen den Austrittsstellen des NF1 verläßt der unpaare N. recurrens (Nrec; Abb. 23, 25) das Frontalganglion. Er zieht dicht über dem Kopfdarm zum Hinterhauptsloch und versorgt den Pharynx und Oesophagus hinter dem Ansatz des hinteren M 13.

Die leicht nach unten geneigte Spitze des Frontalganglion entläßt den ebenfalls unpaaren N. procurrens (Nproc). Unmittelbar nach seinem Austritt spaltet sich ventral ein Seitenast (NP1) ab. Dieser zieht an die Muskeln M 8 c–g und den M 16 und erhält eine Querverbindung des NK4 (Abb. 4). Der Hauptast gibt auf seinem Weg zur Kopfspitze zwei Paar Seitenäste (NP2, NP3) an die Muskeln M 8a und M 8b ab und gabelt sich dann (NP4) zur Versorgung des Muskelpaares M 6, nachdem er sich zwischen den beiden keulenartig vorspringenden Hälften des Epipharyngalorgans II hindurchgezwängt hat. Ein sehr feines Seitenzweigchen (NP5) schwingt sich von jedem Gabelast dorsolaterad an den M 5.

8.2.3. Besprechung von Muskulatur und Innervierung des Labrum und Nahrungskanales

Bei den Anoplura sind drei typische Muskeln des Insekten-Labrum ausgebildet, die auch bei den Psocoptera, Amblycera und Ischnocera vorhanden sind und zum Grundplan der Psocodea zählen. Der Ursprung des M. frontolabralis (**M 5**) ist bei *Hybophthirus* von der Frons auf den Hinterrand des Clypeus gerückt. In gleicher Weise hat sich auch der Ursprung dieses Muskels bei den Amblycera und Ischnocera verschoben, so daß dies ein Bestandteil des Grundplanes der Phthiraptera ist. Innerhalb der Anoplura ist eine auffallende Verschiebung des Ursprunges dieses Muskels zu beobachten. Bei *Hybophthirus* und *Haematopinus* (RAMCKE 1965) nimmt der Ursprung des M. frontolabralis die oben beschriebene ursprüngliche Lage am Hinterrand des Clypeus zwischen den Cibariumdilatatoren ein. Bei *Neohaematopinus* (STOJANOVICH 1945) rückt der Ursprung vor die Cibarialdilatatoren, bei *Linognathus* (STOJANOVICH 1945), *Pediculus* (STOJANOVICH 1945) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) hingegen ist sein Ursprung seitlich der Cibarialdilatatoren wieder mehr oder weniger zum Hinterrand des Clypeus gerückt.

Der Ansatz des dorsalen Cibariumdilatators (**M 8**) ist bei *Hybophthirus* in gleicher Weise wie bei den ursprünglichen Amblycera und Ischnocera, also solchen mit Pistill und Mörser (Epipharyngalsklerit und Cibarialsklerit), auf dem Palatum verteilt. Die Hauptmasse des Muskels inseriert in der Mitte des Cibariumdaches an einem Sklerit (EpsklII), welches dem reduzierten Pistill des Psocodea-Grundplanes (KÖNIGSMANN 1960) homolog ist. Ein einzelner Zug dieses Muskels setzt an einem kleinen Sklerit (EpsklI) am Cibariumvorderende an, genau wie bei den Psocoptera und den ursprünglichen Amblycera und Ischnocera. Ein weiterer einzelner Zug zieht bei *Hybophthirus* zum Hinterrand des Cibarium, wo er auf dem Querwulst über der Mundöffnung inseriert. Dieser Muskelzug ist auch bei den ursprünglichen Amblycera und Ischnocera vorhanden, nicht aber bei den Psocoptera, und er ist wahrscheinlich eine Synapomorphie der Phthiraptera.

Die Verteilung der Ansatzstellen des M. clypeo-palatalis auf dem Cibarium bei den abgeleiteten Amblycera und Ischnocera und allen Anoplura (außer *Hybophthirus)* ist aufgrund der oben dargestellten Grundplanverhältnisse mehrfach konvergent entstanden. Für die in vieler Hinsicht ähnliche Verteilung der Ansatzstellen ist vermutlich die Anpassung an die gleiche Funktion, nämlich als Motor der Cibariumpumpe der Grund.

Die Cibariummuskulatur und ihr gemeinsamer Ansatz an einem Rudiment des Epipharynx-Sklerites bei *Hybophthirus* stimmt mit dem Grundplan, der für die Psocodea angenommen werden kann, überein. Dies berechtigt zu der Annahme, daß es sich bei diesem Merkmal von *Hybophthirus* wahrscheinlich um den dem Grundplan der Anoplura am nächsten kommenden Zustand handelt. Ist jedoch bei *Hybophthirus* die ursprüngliche Form des Ansatzes des M. clypeo-palatalis gegeben, so muß dies auch vom Grundplan der Schwestergruppe der Anoplura gefordert werden. Dies ist ein weiterer Hinweis dafür, daß die Anoplura nicht von einem Vorfahren mit weitgehend reduziertem Mörser-Pistill-Apparat abstammen können.

Der vorderste dorsale Dilatator des Pharynx (**M 9**) kommt in allen Gruppen der Psocodea vor und gehört zu deren Grundplan. Innerhalb der Anoplura scheint er mehrfach reduziert worden zu sein.

Der M. fronto-buccalis anterior (**M 10**) des Grundplanes der Insekten ist bei allen Gruppen der Psocodea vorhanden. Bei *Hybophthirus* ist sein Ursprung der Episto-

malleiste gefolgt und liegt vor dem Frontalganglion. Bei den übrigen Anoplura scheint er zu fehlen. Bei *Phthirus* wird der M. fronto-hypopharyngalis von einem Nerven versorgt, der caudolateral aus dem Frontalganglion austritt (Hirsch 1986). Von diesem Nerven werden in allen Gruppen der Psocodea nur die praecerebralen dorsalen Pharynxdilatatoren innerviert, während der M. fronto-hypopharyngalis immer von einem Nerven der Frontalkommissur versorgt wird, der dort gemeinsam mit den Nerven des M. fronto-labralis und M. fronto-epipharyngalis austritt. Möglicherweise besitzt also *Phthirus* auch einen M. fronto-buccalis anterior.

Die Aufspaltung des M. fronto-buccalis posterior (**M 13**) in drei Züge tritt bei den Amblycera, Ischnocera und Anoplura auf und gehört deshalb zum Grundplan der Phthiraptera. Die Verlagerung des dritten Zuges (**M 14**) zur Lateralseite des Pharynx wie im Grundplan der Anoplura, ist teilweise bereits bei den Amblycera und Ischnocera zu erkennen.

Der Mundwinkelretraktor (**M 11**; M. fronto-hypopharyngalis; rao) ist bei allen bisher untersuchten Anoplura einzügig. Bei den Psocoptera, Amblycera und Ischnocera tritt der Muskel mit 2–4 Portionen auf, die aus verschiedenen Richtungen an den Hinterarmen des Cibariumsklerites ansetzen. Die weniger abgeleiteten Formen haben einen vierzügigen Mundwinkelretraktor. Die Reduktion der Anzahl der Muskelbündel erfolgte zusammen mit der Reduktion der Mörser-Pistill-Apparates mehrfach innerhalb der Psocodea. Bei *Stenopsocus* (Badonnel 1934) gehören wegen ihrer Innervierung auch die Muskeln E_2 und D zusätzlich zu C_1 und C_2 zum Mundwinkelretraktor. Aus dem gleichen Grund ist der M 34 von *Bovicola* (Risler 1951) zum Mundwinkelretraktor hinzuzurechnen.

Die ventrale Pharynxmuskulatur der Anoplura ist bis auf zwei Muskeln reduziert. Bei den Amblycera und Ischnocera ist die ventrale Pharynxmuskulatur umfangreicher ausgebildet. Die Muskeln, welche denjenigen der Anoplura homolog sind, entspringen bei den Ischnocera und Amblycera auf der Tentorialbrücke oder auf den hinteren Tentorialarmen. Der Muskel, welcher sowohl bei den Amblycera als auch bei den Ischnocera hinter dem Oberschlundganglion am Pharynx ansetzt, fehlt im Grundplan der Anoplura.

Die Ringmuskeln des Pharynx (**RM**) von *Hybophthirus* zeigen keine Abweichung von denen anderer Teilgruppen der Psocodea.

Die wenigen Längsmuskeln des Vorderpharynx von *Hybophthirus* sind wie diejenigen bei den Ischnocera und primitiven Amblycera (Haub 1973) an ihrem rostralen Ansatz über der Mundöffnung miteinander verflochten. Auf eine mögliche Homologie der ventrolateralen Längsmuskeln von *Hybophthirus* mit dem M. sitophori der Ischnocera wurde bereits weiter oben hingewiesen.

Chaudonneret (cf. Gouin 1968) rekonstruierte den Grundplan des stomatogastrischen N e r v e n s y s t e m s der Insekten. Bei den Amblycera und Ischnocera haben sich sämtliche Nerven der Frontalkommissur in einer gemeinsamen Wurzel vereinigt, während bei den Psocoptera (Badonnel 1934) nur der Nerv, welcher die Cibariummuskulatur versorgt, seine eigene Wurzel im Frontalkonnektiv hat. Die Nerven der dorsalen Pharynxmuskeln sind bei den Amblycera und Ischnocera gegenüber dem Grundplan ebenfalls abgeleitet und verlassen gemeinsam das Frontalganglion an den Hinterecken. Diesem abgeleiteten Zustand entspricht auch das stomatogastrische Nervensystem von *Hybophthirus*. Es darf deshalb ohne weiteres angenommen werden, daß diese Art der Ausbildung des stomatogastrischen Nervensystems sowohl dem Grundplan der Phthiraptera als auch demjenigen der Anoplura

entspricht. Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) entspringt abweichend von diesem Grundplan der Nerv des M. fronto-labralis aus dem N. procurrens. Diese Art der Innervierung des M. fronto-labralis ist konvergent innerhalb der Amblycera (*Myrsidea;* BUCKUP 1959) und der Ischnocera (*Ornithobius;* HAUB 1967) entstanden. Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) haben sich die Nerven der Frontalkommissur wieder getrennt und entspringen aus zwei Wurzeln. Da aber die beiden Nervenstränge eine andere Zusammensetzung als im Grundplan nach CHAUDONNERET haben, muß dieser Zustand sekundär vom Grundplan der Phthiraptera abgeleitet sein. Vermutlich ist er auf die Verlängerung des Vorderkopfes von *Haematopinus* zurückzuführen.

8.3. Mandibel

8.3.1. Muskulatur (Abb. 1, 3, 4, 7, 16, 17)

Die Mandibel wird durch zwei Muskeln bewegt.

M 19 M. cranio-mandibularis internus (v. KÉLER 11., MATSUDA 21) [v. KÉLER (1966), RISLER (1965): M. cranio-mandibularis internus]:
Seine beiden Züge setzen an einer stark sklerotisierten Sehne an (SM 19; Abb. 4), welche vom Dorsalrand des Foramen mandibulae nach hinten in die Kopfkapsel hineinragt. Sein Ursprung liegt mit je einem Zug auf der dorsalen und lateralen Kopfkapsel (Abb. 1, 4). Bei seiner Kontraktion werden die Mandibelspitzen in die dorsale Praeoralhöhle zurückgezogen.

Bei den Psocoptera, Amblycera und Ischnocera (BADONNEL 1934, BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1971, 1983, RISLER 1951, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942, SYMMONS 1952) ist der Mandibeladduktor immer der stärkste Kopfmuskel. Er entspringt an den Genae und setzt über eine Sehne an der hinteren Dorsalkante der Mandibel an.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1961)[1]) ENTSPRINGT DER MUSKEL SEITLICH AN DER VENTRALEN, HINTEREN KOPFKAPSEL UND ZIEHT AN DEN CAUDOLATERALEN ABSCHNITT DER CIBARIALWANNE.

Sein Gegenspieler ist der

M 20 M. cranio-mandibularis externus (v. KÉLER 12., MATSUDA 23) [v. KÉLER (1966), RISLER (1965): M. cranio-mandibularis externus]:
Er inseriert mit 4 Zügen an einer langen Sehne (Abb. 4, 7), die vor dem hinteren Mandibelgelenk aus der ventralen Gelenkmembran der Mandibel unmittelbar am Rande des ventralen Mandibelkörpers eingestülpt wird (Abb. 16 d–h, 17 d–f). Er entspringt mit zwei Zügen unmittelbar neben den Zügen von M 19 und mit zwei weiteren am lateralen Kopfdach mediad vom Hinterrand der Antennenbasis (Abb. 1, 4). Er bewirkt das Vorstoßen der Mandibelspitze aus der Praeoralhöhle und gleichzeitig ein Anheben des Bodens der ventralen Praeoralhöhle.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) besteht der Muskel aus mehreren Zügen, die von der Gena zum lateralen Hinterrande der Mandibel führen.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) entspringt der Mandibelabduktor mit zwei oder mehr Portionen an der ausgedehnten Gena und inseriert über ein Sehne an einem Apodem der Mandibel zwischen den beiden Gelenken. Bei *Myrsidea* (BUCKUP 1959), *Pseudomenopon* (HAUB 1967) und *Trochiloecetes* (HAUB 1983) zieht die Abduktorsehne kurz vor ihrem Ansatz am Apodem durch einen Tunnel der Pleuralleiste.

---

[1]) Bei HIRSCH (1986) wurden der Mandibeladduktor und der Mandibelabduktor gerade vertauscht. Richtig muß es dort (S. 174) heißen: M_1: M. abductor mandibulae: ... M_2: M. adductor mandibulae: ...

Bei den Ischnocera (Haub 1971, Risler 1951, Symmons 1952) entspringt der Muskel mit 2–4 Bündeln mediad der Antennenbasis am dorsalen Kopfdach und mit 6 weiteren hinter dem Auge an der Dorsalgena (Risler 1951). Er inseriert über eine Sehne an der Gelenkmembran zwischen der Pleuralleiste und dem Lateralrand der Mandibel.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) hat der Muskel 3 Züge, die an der dorsalen und lateralen Kopfwand entspringen. Sie setzen an einer langen Sehne der Mandibelplatte an.

Bei *Phthirus* (Hirsch 1986)[1]) besitzt der Muskel nur einen Zug, welcher von der lateralen Kopfwand zur Mandibelplatte zieht.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965), *Phthirus* (Hirsch 1986), den Amblycera (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Risler & Geisinger 1965, Stöwe 1942, Symmons 1952) und den Ischnocera der Säuger (Risler 1951, Symmons 1952) tritt ein weiterer Mandibelmuskel (M. hypopharyngo-mandibularis) auf, der vom lateralen Hinterrand der Mandibel zu den Hinterarmen des Cibariumsklerites zieht. Er fehlt bei *Hybophthirus* und den Ischnocera der Vögel (Haub 1971, Symmons 1952).

8.3.2. Innervierung (Abb. 13, 23, 24)

Der N. mandibularis (NMd) verläßt das Unterschlundganglion ventrolateral von der Eintrittsstelle der Schlundkonnektive und zieht nach rostral (Abb. 23, 24). Er entläßt einen ersten Seitenast (NMd1; Abb. 23), der mit dem N. maxillaris Verbindung aufnimmt. In Höhe dieser Verbindung gibt der N. maxillaris feine Nervenfasern an die Lacinia-Drüse ab. Auf Höhe des Vorderendes des Oberschlundganglion entläßt der Mandibelnerv einen zweiten Seitenast (NMd2), der die Sehne des M 19 nach caudal begleitet und dessen Muskelbündel versorgt. Ein weiterer Seitenast (NMd3) innerviert die dorsalen und lateralen Züge des M 20 und gibt außerdem einen sensorischen Ast an ein Sinneshaar der ventralen Kopfkapsel ab. Der Hauptast (NMd) des Mandibelnervs zieht entlang der Mandibeladduktorsehne bis zum dorsalen Mandibelkörper, in den er durch das Foramen mandibulae eindringt. Die Äste NMd2 und NMd3 führen feine sensorische Nerven mit sich. Von diesen werden große Zellen innerviert, die gleichmäßig auf der Wand der Lacinia-Drüse verteilt sind. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein propriorezeptorisches System der Drüsenwand.

8.3.3. Besprechung von Muskulatur und Innervierung der Mandibel

Bei den Anoplura sind der Adduktor (**M 19**) und Abduktor (**M 20**) der Mandibel bis auf wenige Züge reduziert. Der Ansatz des Adduktors bei *Hybophthirus* entspricht den Verhältnissen der Psocoptera, Amblycera und Ischnocera, also dem Grundplan der Psocodea. Bei den übrigen Anoplura setzt der Mandibeladduktor an der Cibariumwanne an. Der Ansatz der Abduktorsehne ist bei *Hybophthirus* auf die Gelenkmembran der Mandibel verlagert. Dieselbe Verlagerung tritt auch bei den Ischnocera auf, während er bei dem Amblycera und Psocoptera am Rande der Mandibel verblieben ist. Eine weitere Übereinstimmung zwischen den Ischnocera und *Hybophthirus* zeigt sich im Ursprung des Mandibelabduktors. Bei beiden entspringt ein Bündel dieses Muskels medial der Antennenbasis und ein weiteres an der lateralen Kopfkapsel.

Der M. mandibulae internus fehlt bei *Hybophthirus* und den vogelbewohnenden Ischnocera. Da er bei den Psocoptera, Amblycera, den säugerbewohnenden Ischnocera und den Anoplura außer *Hybophthirus* vorhanden ist, und somit zum Grund-

[1]) Siehe S. 65.

plan der Ischnocera und Anoplura gehört, ist sein Verlust bei *Hybophthirus* und den Ischnocera der Vögel als Konvergenz zu bewerten. Ist dieser Muskel vorhanden, so setzt er bei allen Phthiraptera am Hinterrand der Mandibel an, während er bei den Psocoptera in die Mandibel zieht, wie im Grundplan der Insekten. Die Verlagerung des Muskelansatzes bei den Phthiraptera ist eine weitere Synapomorphie dieser Gruppe.

Die Kommissur zwischen Maxillen- und Mandibelnerv und die Innervierung der Lacinia-Drüse wurden hier erstmals innerhalb der Psocodea nachgewiesen. Die Kommissur ist sicher eine Autapomorphie von *Hybophthirus*, da sie sehr auffallend ist. Die Innervierung der Lacinia-Drüse wurde wahrscheinlich bislang nur übersehen. Die Nerven sind sehr fein und konnten nur in sehr gut gelungenen Semidünnschnittserien verfolgt werden.

8.4. Maxille

8.4.1. Muskulatur (Abb. 3, 4, 7, 13, 16)

Folgende Muskeln gehören aufgrund ihrer Innervierung zur Maxille:

M 21 M. stipito-lacinialis (v. Kéler 20., Matsuda 6) [Risler (1965): M. protractor laciniae] [v. Kéler (1966): M. stipito-lacinialis]:
Dieser Muskel entspringt an der Stechborstenscheidenwand unmittelbar unter der Einmündung der Lacinia-Tasche in die Stechborstenscheide (Abb. 13). Er setzt am Hinterende der Lacinia (Lac) und vor dem M 22 an, dort, wo sich die Lacinia-Tasche (Lacdrg) zur „Drüse" erweitert.

Bei den Psocoptera (Badonnel 1934, Symmons 1952) ist der Muskel dreizügig. Er nimmt seinen Ursprung auf dem Stipes nahe der Galeabasis und setzt am Hinterende der Lacinia an.

Bei den Amblycera (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Risler 1951) besitzt der Muskel nur ein Bündel, welches in derselben Weise verläuft wie bei den Psocoptera.

Bei den Ischnocera (Haub 1971, Risler 1951) zieht der Muskel von der Verbindungsmembran zwischen Galea und Hypopharynx zum Lacinia-Stiel, ventral der Drüsenmündung.

M 22 M. cranio-lacinialis (v. Kéler 19., Matsuda 5) [Risler (1965): M. retractor laciniae] [v. Kéler (1966): M. tentorio-lacinialis]:
Er entspringt an der ventrolateralen Kopfkapsel vor dem Rudiment des Posttentorium (hTA; Abb. 4) und setzt am Hinterende des Laciniasklerites an. Die Muskeln M 21 und M 22 betätigen das Ventil der Lacinia-Drüse.

Bei den Psocoptera (Badonnel 1934) entspringt der M 22 an der dorsalen Kopfkapsel und inseriert am Hinterende der Lacinia.

Bei den Amblycera (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Risler & Geisinger 1965, Symmons 1952) setzt der einzügige Muskel stets am Hinterende der Lacinia an. Er entspringt bei *Myrsidea* (Buckup 1959) und *Colpocephalum* (Symmons 1952) an der Dorsalgena, bei *Pseudomenopon* (Haub 1967) und *Trochiloecetes* (Haub 1983) an der ventrolateralen Kopfkapsel und bei *Gliricola* (Risler & Geisinger 1965) an den hinteren Tentorialarmen.

Bei den Ischnocera (Haub 1971, Risler 1951) zieht der Muskel von der ventrolateralen Kopfkapsel lateral der Occipitalleisten zum Hinterende der Lacinia.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) entspringt der Laciniaretraktor an der lateralen Kopfkapsel und inseriert am Drüsengang und der Stechborstenscheidewand; bei *Phthirus* (Hirsch 1986) kommt er von der ventralen Kopfkapsel und setzt unterhalb der Drüsengangmündung an der Seitenwand der Stechborstenscheide an.

M 23 M. stipito-galealis (v. Kéler 21., Matsuda 7) [v. Kéler (1966): M. tentorio-cardinalis]:
Der M. stipito-galealis entspringt an der ventralen Kopfkapsel medial der hinteren Tentorialarme (Abb. 4, 7). Er inseriert gemeinsam mit dem M 24 an einem Sehnenblättchen an der Lateralleiste der Stechborstenscheide, deutlich hinter dem „Limes labialis" (Abb. 7, 13).

Innerhalb der Psocoptera (Badonnel 1934, Cope 1940, Prawdin 1932, Ribaga 1901) wurde dieser Muskel bislang nur bei *Lepinotus* (Prawdin 1932) gefunden.

Bei den Amblycera und Ischnocera (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Risler 1951, Risler & Geisinger 1965, Stöwe 1942, Symmons 1952) kommt der Muskel immer von der ventrolateralen Kopfwand und setzt an der Galeaspange an.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) entspringt der Muskel an der ventrolateralen Kopfwand und setzt seitlich an der Stechborstenscheidewand auf Höhe des „Limes labialis" an. Bei *Phthirus* (Hirsch 1986) hat er seinen Ursprung auf der ventralen Kopfwand unterhalb des „Limes labialis" und inseriert ventral an diesem.

M 24 M. tentorio-stipitalis (v. Kéler 18., Matsuda 4):
Er entspringt lateral von den hinteren Tentorialarmen an der Kopfwand (Abb. 4, 7) und zieht gemeinsam mit dem M 23 an die Stechborstenscheidewand (Abb. 7, 13).

Bei den Psocoptera (Badonnel 1934, Cope 1940, Symmons 1952) setzt sich der Muskel aus 2–3 kräftigen Zügen zusammen, die vom Praetentorium zum Stipes ziehen.

Bei den Amblycera (Buckup 1959, Haub 1967, 1983, Symmons 1952) ist der Ursprung und Ansatz des Muskels demjenigen der Psocoptera gleich [Ausnahme: Bei *Trochiloecetes* (Haub 1983) wandert der Ursprung auf die ventrale Kopfkapsel].

Bei den Ischnocera (Haub 1971, Symmons 1952) entspringt der Muskel an der dorsalen Kopfkapsel und inseriert an der Gelenkmembran der Galeabasis.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) kommt der Muskel von der ventrolateralen Kopfkapsel und setzt an der ventrolateralen Stechborstenscheidewand unterhalb der Lacinia-Drüseneinmündung an. Bei *Phthirus* (Hirsch 1986) fehlt ein entsprechender Muskel. Bei *Pediculus* (Stojanovich 1945) zieht neben dem M 23 ein zweiter Muskel von der ventralen Kopfkapsel zum „Limes labialis", der vermutlich dem M 24 entspricht. Möglicherweise ist dieser zweite ventrale Muskel des „Limes labialis" bei *Phthirus* im Zuge der Verzwergung weggefallen.

8.4.2. Innervierung (Abb. 13, 23, 24)

Der N. maxillaris (NMx) tritt dicht hinter und etwas über dem N. mandibularis laterorostrad aus dem Unterschlundganglion aus. Er entsendet einen ersten Seitenast (NMx1) caudad zum Corpus cardiacum. Ein zweiter Ast (NMx2) zieht rostrad und innerviert die Muskeln M 23 und M 24. Der dritte Seitenzweig (NMx3) zieht zusammen mit den Muskeln M 21 und M 22 nach caudal, wobei er beide abwechselnd versorgt. Der Hauptast des Maxillarnervs anastomosiert mit dem N. mandibularis (NMd1). In Nähe dieser Anastomose gibt der N. maxillaris mehrere Fasern an die Lacinia-Drüse ab. Schließlich endet der N. max. nach weiterer Verzweigung an der Seitenwand der Stechborstenscheide unmittelbar vor der gemeinsamen Ansatzstelle von M 21 und M 22.

8.4.3. Besprechung von Muskulatur und Innervierung der Maxille

Hybophthirus besitzt wie die Ischnocera 4 Maxillenmuskeln. Drei dieser Muskeln (**M 21, M 22, M 23**) entsprechen in Ursprung, Verlauf und Ansatz genau den Homologa bei den Amblycera und Ischnocera. Es ist deshalb ohne weiteres anzunehmen, daß diese drei Muskeln im Grundplan der Anoplura den plesiomorphen Zustand des Grundplanes der Phthiraptera bewahrt haben. Der vierte Maxillenmuskel (**M 24**) entspricht in seinem Ansatz dem M. tentorio-stipitalis der Ischnocera. Wäre er diesem homolog, so müßte sein Ursprung bei den Anoplura vom Tentorium, wo der plesiomorphe Ursprungsort des Muskels bei Psocoptera und Amblycera liegt, auf die ventrolaterale Kopfkapsel gewandert sein. Bei den Ischnocera entspringt der Muskel am Kopfdach. Andererseits gleicht die Ursprungslage des Muskels derjenigen des M. stipito-palpalis der Amblycera. Wäre er diesem homolog, so

müßte man eine Verschiebung seines Ansatzes vom Basalrand des Palpus auf den membranösen Stipes annehmen. Eine eindeutige Entscheidung zugunsten einer der beiden Möglichkeiten ist auf dem jetzigen Kenntnisstand nicht möglich. Bei *Hybophthirus* habe ich den Muskel vorläufig mit dem M. tentorio-stipitalis (**M 24**) homologisiert, da zwischen *Hybophthirus* und den Ischnocera allgemein große Übereinstimmung im Bau der Maxille besteht. Bei den Anoplura außer *Hybophthirus* fehlt der M. stipito-lacinialis (**M 21**). Die drei restlichen Maxillenmuskeln setzten an der Stechborstenscheidewand und dem Gang der Lacinia-Drüse an. Ihr Ursprung und Ansatz variiert sehr stark innerhalb der bisher untersuchten Gattungen und könnte zur Klärung des phylogenetischen Systems der Anoplura beitragen.

Der das Corpus allatum versorgende Seitenast des Maxillennerv kommt außer bei den Anoplura nur noch bei den Ischnocera vor und stellt eine weitere Synapomorphie der beiden Gruppen dar.

8.5. Stechborsten und Salivarium

8.5.1. Muskulatur (Abb. 1, 3, 7, 12, 13, 20, 23, 24)

Das Stechborstenbündel setzt sich aus dem ventralen Hypopharynx und dem Praementum zusammen. Diesem Umstand entspricht auch seine Muskelausstattung. Drei funktionell verschiedene Muskelgruppen des Stechborstenbündels können unterschieden werden.

8.5.1.1. Der Protraktor

M 25 „M. protractor labialis" (v. Kéler 39.?, Matsuda 46?) [Risler (1965): M. protracotr labialis] [v. Kéler (1966): M. cranio-cardinalis externus]:
Dieser Muskel entspringt mit mehreren Portionen an den Lateralleisten der Stechborstenscheide zwischen dem „Limes labialis" und dem Hinterende der Leiste (Abb. 13). Etwa in der Mitte, dort wo diese Leiste bei völlig ausgefahrenen Stechborsten an ihrem vorderen Wendepunkt nach hinten umknickt, fehlen Muskelursprünge (Abb. 13, 17 f). Der Ansatz des Muskels liegt auf der Außenseite des dorsalen Apodem der ventralen Stechborste (dApvSt; Abb. 13, 20 e–f). Die Homologisierung dieses Muskels mit dem Grundplan der Insekten und der Psocodea ist problematisch (Gouin 1968, Matsuda 1965). Sein Ansatz läßt vermuten, daß es sich um einen stark abgewandelten ventralen Muskel des Salivarium handelt. Dabei wäre sein Ursprung durch die starke Streckung des ventralen Hinterrandes des Praementum weit von den übrigen Praementummuskeln getrennt worden.

Bei den Psocoptera (Badonnel 1934) zieht der Muskel von der ventrolateralen Praementumbasis zum caudalen Dachrand des Praementum.

Den Amblycera und Ischnocera (Buckup 1959, Haub 1967, 1971, 1983, Risler 1951, Risler & Geisinger 1965, Stöwe 1942, Symmons 1952) fehlt das Homologon zu diesem Muskel.

Bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) verhält sich der Muskel gleich wie bei *Hybophthirus*.

Bei *Phthirus* (Hirsch 1986) und *Pediculus* wechselt der Ursprungsort der hinteren Muskelzüge von der ventrolateralen auf die dorsolateralen Stechborstenscheidewand.

8.5.1.2. Die Retraktoren

M 26 M. submento-praementalis (v. Kéler 28., Matsuda 38) [Risler (1965): M. ventralis praementi internus] [v. Kéler (1966): M. gulo-ventroclavalis]:
Der ventrale Stechborstenretraktor entspringt in einer medianen Vertiefung der ventralen Kopfkapsel (Abb. 7) auf der Höhe der Hinterenden der ventralen Apodeme der ventralen Stechborste. Die beiden Ursprungsstellen des Muskelpaares liegen dabei ungewöhnlicherweise hintereinander in der Mittellinie der Kopfkapsel (Abb. 3). Sie inserieren beiderseits lateral am

ventralen Apodem der ventralen Stechborste ungefähr in der Mitte zwischen dem cranialen und caudalen Ende des Apodem (vApvSt; Abb. 13). Im Ruhezustand der Stechborsten ist der Muskel stark gefaltet (Abb. 7).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) zieht der Muskel von der ventrolateralen Kopfkapsel zum ventralen Hinterrand des Praementum.

Bei den Amblycera und Ischnocera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1971, 1983, RISLER 1951, RISLER & GEISINGER 1965, SYMMONS 1952) ist der Muskel zweizügig und verläuft vom caudalen Kopfboden zum ventralen Hinterrand des Praementum.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) entspringt der ventrale Retraktor am ventralen Obturaculum und inseriert am Laschenapodem.

M 27 M. tentorio-praementalis (v. KÉLER 29., 30., MATSUDA 34, 35) [RISLER (1965): M. ventralis praementi externus] [v. KÉLER (1966): M. vertico-ventroclavalis]:
Der Muskel entspringt caudal an der dorsalen Kopfkapsel (Abb. 1), kurz bevor diese sich zum „Hals“ verengt. Er zieht nahezu senkrecht nach unten bis fast zur ventralen Kopfkapsel und steigt dann mediad wieder an (Abb. 7, 13). Sein Ansatz liegt vor dem M 26 an den ventralen Apodemen der ventralen Stechborste (Abb. 13).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) entspringt der Muskel am Corpus tentorium und zieht zum ventrolateralen Hinterrand des Praementum.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) reicht der Muskel vom Posttentorium zum lateralen Praementumhinterrand.

Bei den Ischnocera liegt der Ursprung des Muskels auf dem Posttentorium (*Bovicola;* RISLER 1951) oder auf der ventralen Kopfkapsel (*Ornithobius;* HAUB 1971). Sein Ansatz ist am lateralen Praementumhinterrand.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) hat der Muskel zwei Ursprungsstellen am proximalen Kopfdach und zieht zum Laschenapodem. Bei *Phthirus* (HIRSCH 1986) verläuft er vom dorsalen Obturaculum zum Stechborstenscheideboden.

M 28 M. tentorio-hypopharyngalis (v. KÉLER 42., MATSUDA 78) [RISLER (1965): M. retractor hypopharyngis] [v. KÉLER (1966): M. vertico-dorsoclavalis]:
Er entspringt medial des M 27 und ist nur etwa halb so stark wie dieser. Unmittelbar vor dem ventralen Horizontalseptum zieht er nach unten (Abb. 13) und setzt am Hinterende der Hypopharynxretraktorsehne (HRS) an.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) liegt sein Ursprung auf der Postoccipitalleiste und sein Ansatz an den hinteren Apodemen der ovalen Sklerite.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) und Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) entspringt er ebenfalls auf der Postoccipitalleiste und setzt an der Hypopharynxretraktorsehne an.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) zieht er vom dorsalen Obturaculum an die Apodeme der dorsalen Stechborste.

8.5.1.3. Die internen Muskeln der Stechborsten

M 29 M. praemento-glossalis (v. KÉLER 32., MATSUDA 42) [RISLER (1965): M. glossae] [v. KÉLER (1966): M. salivario-ventroclavalis]:
Der Muskel entspringt hinter dem M 30 auf der Innenseite des ventralen Apodem der ventralen Stechborste (vApvSt; Abb. 7) und zieht schräg nach vorne oben an die lateralen Skleritabschnitte beidseitig der Porenplatte (Po) des Daches der ventralen Stechborste (Abb. 20 b–c).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) kommt der Muskel von der caudalen Praementumbasis und endet an den Glossae.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) und Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) verläuft er mehr in der Körpermitte von der ventralen Praementumbasis zu den verschmolzenen Glossae an der Praementumspitze.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) spannt sich der Muskel vom Laschenapodem zum Dach der Praementumbasis.

M 30 M. praemento-palpalis externus (v. KÉLER 34., MATSUDA 45) [RISLER (1965): M. palpi labialis] [v. KÉLER (1966): M. ventroclavale-lateroclavalis]:
Er entspringt dorsal zu Beginn des hinteren Drittels auf dem ventralen Apodem der ventralen Stechborste (Abb. 7) und zieht rostrad ins Lumen der ventralen Stechborste hinein. Über eine sehr lange, dünne Sehne (Abb. 17 b–h) setzt er im vorderen Drittel der Stechborste, an der Membran zwischen Ventral- und Lateralsklerit, näher an ersterem, an.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) zieht der kräftig ausgebildete Muskel von der ventralen, mittleren Praementumbasis zur lateralen Palpusbasis.

Bei den Amblycera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1983, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) ist der Muskel sehr schwach und verläuft von der lateralen Praementumbasis an die laterale Palpusbasis.

Bei den Ischnocera (HAUB 1971, RISLER 1951) entspringt der mäßig starke Muskel am ventrolateralen Praementum-Hinterrand und setzt außen an der Palpusbasis an.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) entspringt er auf dem Laschenapodem und setzt an den kurzen Ventralapodemen der ventralen Stechborste an. Bei *Pediculus* sind die Verhältnisse gleich wie bei *Hybophthirus*.

M 31 „M. dorsalis praementi“ (v. KÉLER 38?; MATSUDA 79?) [RISLER (1965): M. dorsalis praementi] [v. KÉLER (1966): M. dorsoclavale-lateroclavalis]:
Der Muskel hat seinen Ursprung an der Ventralkante der Hypopharynx-Retraktorsehne (HRS; Abb. 20 b). Er setzt etwas hinter dem M 30 ebenfalls ventral am Dach der Praementumbasis an (Abb. 20 c–f).

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934) entspringt der Muskel an den ovalen Skleriten. Sein Ansatz liegt zwischen Paraglossen und Palpus am Praementum.

Bei den Amblycera und Ischnocera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1971, 1983, RISLER 1951, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) zieht der kräftige Muskel wie bei *Hybophthirus* von den Hypopharynxretraktorsehnen an die Dorsalwand des Praementum.

Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) kommt der Muskel von den Apodemen der dorsalen Stechborste und endet medioventral am Dach des Praementum.

8.5.1.4. Der Muskel des Speichelventils

M 32 M. hypopharyngo-salivaris (v. KÉLER 37., MATSUDA 71) (Abb. 20 f) [RISLER (1965): M. salivarii] [v. KÉLER (1966): M. hypopharyngo-salivaris]:
Er entspringt an der Innenseite der Retraktorsehne des Hypopharynx (HRS) und setzt am Dach des Speichelventils an.

Bei den Psocoptera (BADONNEL 1934, WEBER 1938) liegt der Ursprung des Muskels auf den ovalen Skleriten und sein Ansatz auf dem Dach der Einmündung des dorsalen Drüsenpaares ins Salivarium oder wie bei *Cerobasis (Hyperetes)* (WEBER 1938) auf der gemeinsamen Einmündung beider Drüsenpaare.

Bei den Amblycera und Ischnocera (BUCKUP 1959, HAUB 1967, 1971, 1983, RISLER 1951, RISLER & GEISINGER 1965, STÖWE 1942) zieht der Muskel von der Innenseite der Hypopharynxretraktorsehne zum Dach des Speicheldrüsenventiles.

8.5.2. Innervierung (Abb. 13, 20, 23, 24)

Der Labialnerv (NLb) tritt im hinteren Drittel seitlich aus dem Unterschlundganglion aus. Wie bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) zieht er zunächst oberhalb der Stechborsten caudad, biegt dann an deren Ende um die Hypopharynxsehne herum und zieht in einem abwärts gerichteten Bogen craniad. Unmittelbar vor und in der Kehre zweigen zwei Seitenäste (NLb1, NLb2; Abb. 24) ab.

Der NLb1 zieht dorsomediad um das ventrale Horizontalseptum herum und teilt sich danach in einen äußeren und einen inneren Ast. Der innere Ast legt sich dem Haupttracheenstamm an und zieht mit diesem durch das Hinterhauptsloch in den

Thorax. Der äußere Ast teilt sich ein weiteres Mal. Er begleitet den großen Speichelgang zum Speichelventil und den kleinen Speichelgang sowohl zum Speichelventil, als auch in den Thorax. Der NLb2 innerviert den M 28. Kurz nach der Kehre entläßt der Labialnerv einen kleinen Seitenzweig (NLb3; Abb. 24) an das Ligament 6. Die nächste Abzweigung (NLb4; Abb. 24) dient der Versorgung des Speichelventilmuskels (M 32). Dieser Nervenast verläßt den Hauptast nach ventromedial, zieht unter dem M 31 hindurch und steigt dann nach dorsal zum M 32 auf. Er dringt in der Nähe seiner Ansatzstelle in diesen ein. Weiter rostral entläßt der Labialnerv den starken NLb5 (Abb. 23, 24), der die Stechborstenretraktoren M 26 und M 27 innerviert. Etwas weiter vorn zweigt sich der zum Stechborstenprotraktor (M 25) ziehende NLb6 (Abb. 23) ab. Nach dieser Abzweigung schickt der Labialnerv mehrere feine sensorische Nerven an die Basis der Stechborsten (Abb. 24) und gleich darauf verlassen ihn hintereinander die Seitenzweige für die Muskeln M 31 (NLb7), M 29 (NLb8) und M 30 (NLb9) (Abb. 23, 24). Nach der letzten Abzweigung steigt der Labialnerv, nun erheblich dünner geworden, dorsomediad an und zieht ins Lumen der ventralen Stechborste.

8.5.3. Besprechung von Muskulatur und Innervierung der Stechborsten und des Salivarium

Die Muskulatur der Stechborsten der Anoplura ist größtenteils mit Muskeln des orthopteroiden Grundplanes zu homologisieren. Der Retraktor der dorsalen Stechborste (**M 28**) ist ein Hypopharynxmuskel, welcher in allen Gruppen der Psocodea vorkommt. Er leitet sich vermutlich vom M. tentorio-hypopharyngalis des orthopteroiden Grundplanes ab. Außer bei den Psocodea entspringt er auch bei den Thysanoptera (Risler 1957, Mickoleit 1963) von der Postoccipitalleiste. Es ist deshalb anzunehmen, daß er schon in der Stammgruppe der Acercaria seinen Ursprung vom Tentorium auf die Kopfkapsel verlagert hat.

Die beiden Retraktoren (**M 26, M 27**) der ventralen Stechborste sind den Praementumretraktoren der Psocoptera, Amblycera und Ischnocera homolog und somit ebenfalls Bestandteil des Psocodea-Grundplanes. Der M. tentorio-praementalis (**M 27**) hat bei den Anoplura seinen Ursprung vom Tentorium auf die Kopfkapsel verlagert. Die gefaltete Ruhelage der beiden Muskeln hängt mit der Verlagerung der Praementumbasis in das caudale Kopflumen zusammen.

Der Stechborstenprotraktor (**M 25**) verbindet nach meiner Auffassung den dorsalen Praementum-Hinterrand mit der verlängerten Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum. Er ist deshalb nach dem Kriterium der Lagegleichheit als ein stark entwickelter, hinterer ventraler Salivariummuskel aufzufassen. Sein Ansatz hat sich nur unwesentlich vom Salivarium-Boden nach hinten auf die neu entstandenen dorsalen Apodeme der ventralen Stechborste verlagert. Zu diesem Muskel findet sich kein Homologon bei den Amblycera und Ischnocera. Da er aber sowohl bei den Psocoptera als auch bei den Anoplura erhalten ist, zählt er sowohl zum Grundplan der Psocodea als auch zum Grundplan der Phthiraptera. Bei den Amblycera und Ischnocera muß er also vollständig reduziert sein. Dies wäre das erste und bislang einzige abgeleitete Merkmal dieser beiden Gruppen, welches deren Zusammenfassung als Mallophaga berechtigt erscheinen läßt.

Die beiden inneren Praementummuskeln von *Hybophthirus* wurden wie bei *Haematopinus* (Ramcke 1965) mit den inneren Praementummuskeln der Amblycera

und Ischnocera homologisiert. Da keine Anhangsglieder des Praementum zu erkennen sind, erfolgte die Unterscheidung anhand ihrer Ursprünge. Bis zur völligen Klärung der Homologie der Sklerite der ventralen Stechborste hat diese Methode sicherlich ihre Berechtigung, obwohl sie einen großen Unsicherheitsfaktor beinhaltet. Einer der beiden Muskeln, hier als M. praemento-glossalis **(M 29)** bezeichnet, zeigt einen stark abweichenden Verlauf und Ansatz zwischen *Haematopinus* (RAMCKE 1965) und *Phthirus* (HIRSCH 1986) einerseits und *Hybophthirus* und *Pediculus* andererseits. Dieses Merkmal sollte zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Anoplura im Auge behalten werden.

Der M. dorsalis praementi **(M 31)** ist bei den Amblycera und Ischnocera für die Protraktion des Hypopharynx verantwortlich. Er dreht die ovalen Sklerite aus dem Salivarium heraus, um die Kondensation von Wasserdampf zu ermöglichen (RUDOLPH 1983). Seine Funktion bei *Hybophthirus* ist ungeklärt. Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965) soll er an der Bewegung der beiden Stechborsten gegeneinander, die eine Stichelbewegung der Stechborstenspitze hervorruft, beteiligt sein. Eine solche Funktion ist bei *Hybophthirus* wegen der Form der Stechborstenspitze ausgeschlossen. Der jetzige Kenntnisstand läßt ihn keinem der Muskeln des Insektengrundplanes zuordnen. Doch scheint er unter den Paraneoptera verbreitet zu sein, denn auch bei den Thysanoptera gibt es einen Hypopharynxretraktor, der dort ganz ähnlich wie bei den Psocodea vom Hypopharynx (Flügelapodem) an die Unterseite des Praementum-Daches zieht (RISLER 1957, MICKOLEIT 1963).

Der Salivariummuskel der Psocodea entspricht dem M. hypopharyngo-salivaris **(M 32)** des Insektengrundplanes. Er ist ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Anoplura. Bei allen Anoplura außer *Hybophthirus* ist er reduziert.

Der Labialnerv der Anoplura ist durch die Ausbildung der Stechborsten aus seiner ursprünglichen Lage gedrängt worden.

8.6. Grundplan der Kopfmuskulatur der Anoplura

[Fragliche Homologien sind mit einem *(?)* gekennzeichnet; Nomenklatur nach v. KÉLER (1963).]

Antenne: M. tentorio-scapalis anterior; M. tentorio-scapalis posterior; M. scapo-pedicellaris lateralis; M. scapo-pedicellaris medialis.

Labrum: M. fronto-labralis; M. labro-epipharyngalis; M. fronto-epipharyngalis.

Cibarium: M clypeo-palatalis (mit 3 Ansatzstellen auf dem Cibariumdach).

Pharynx: M. clypeo-buccalis; M. fronto-buccalis anterior; M. fronto-buccalis posterior (mit drei getrennten Zügen, einer davon entspringt an der lateralen Kopfkapsel); M. vertico-pharyngalis (ein schwaches Muskelband, das hauptsächlich das Oberschlundganglion trägt); M. tentorio-buccalis posterior.

Hypopharynx: M. fronto-hypopharyngalis; M. tentorio-buccalis anterior (dieser Muskel wird von v. KÉLER nicht zum Hypopharynx sondern zum Vorderpharynx gezählt); M. tentorio-hypopharyngalis.

Mandibel: M. cranio-mandibularis externus; M. cranio-mandibularis internus; M. hypopharyngo-mandibularis.

Tabelle 1. Kopfmuskulatur der Psocodea und ihre homologen Muskeln im Grundplan der Pterygota.

Grundplan v.KÉLER 1963 (MATSUDA 1965)	Psocoptera *Stenopsocus stig.* BADONNEL 1934	Amblycera *Myrsidea cornicis* BUCKUP 1959	*Pseudomenopon pil.* HAUB 1967	Ischnocera *Bovicola caprae* RISLER 1951	*Ornithobius cygni* HAUB 1971	Anoplura ***Hybophthirus not.***	*Haematopinus suis* RAMCKE 1965	*Phthirus pubis* HIRSCH 1986
Antenne								
1 (51)	X_1 - X_4 adducteurs du scape	1. m. scapi anterior	1. m. scapi anterior	1. m. scapi anterior	4.1.1.1. m. scapi anterior	M 1 m. tentorio-scapalis ant.	Antennenmuskeln	
2 (53)	Y_1 - Y_3 abducteurs du scape	2. m. scapi posterior	2. m. scapi posterior	2. m. scapi posterior	4.1.1.2. m. scapi posterior	M 2 m. tentorio-scapalis post.		
4 (52)	Z remotor du scape	3. m. remotor antennae	3. m. remotor antennae	–	–	–		
5 (-)	1 - 3 élévateurs du flag.	5. m. pedicellus post.	5. m. pedicellus post.	4. m. pedicellus post.	4.1.1.4. m. pedicellus post.	M 3 m. scapo-pedicellaris lat.		
6 (-)	4,6,7 dépresseurs du flag.	4. m. pedicellus ant.	4. m. pedicellus ant.	3. m. pedicellus ant.	4.1.1.3. m. pedicellus ant.	M 4 m. scapo-pedicellaris med.		
- (-)	5 rotateur du flagelle							
Labrum								
8 (62)	a m. fronto-labral méd.	28 m. clypealis labri	28 m. clypealis labri	26 m. clypealis labri	7.1.1.1. m. clypealis labri	M 5 m. fronto-labralis	1 m. clypealis labri	M 13 m. clypealis labri
9 (61)	b m. fronto-labral lat.	31 m. frontalis-epipharyngalis 1	35 m. frontoepi-pharyngalis1	32 m. frontalis-epipharyngalis 1	7.2.1.6. m. frontalis-epi-pharyngalis primus	M 7 m. fronto-epipharyngalis	4 m. frontoepi-pharyngalis	M 20 m. frontalisepi-pharyngicus
7 (63)	c m. labro-épipharyng.	29 m. labro-epi-pharyngalis	29 m. labro-epi-pharyngalis	27 m. labro-epi-pharyngalis	7.1.1.2. m. labro-epi-pharyngalis	M6 m. labro-epipharyngalis	2 m. labro-epi-pharyngalis	M 14 m. labro-epi-pharyngicus

Mandibel								
11 (21)	M m. tergo-mand.	7 m. adductor mandibulae	7 m. adductor mandibulae	6 m. adductor mandibulae	4.2.1.2. m. adductor mandibulae	M 19 m. cranio-mandibularis internus	10 m. adductor mandibulae	M 2 m. adductor mandibulae
12 (23)	N m. pleuro-mand.	6 m. abductor mandibulae	6 m. abductor mandibulae	5 m. abductor mandibulae	4.2.1.1. m. abductor mandibulae	M 20 m. cranio-mandibularis externus	11 m. abdctor mandibulae	M1 m. abductor mandibulae
13 (26)	O m. sterno-mand.	8 m. internus mandibulae	8 m. internus mandibulae	7 m. internus mandibulae	–	–	12 m. internus mandibulae	M 3 m. internus mandibulae
- (25a)	P m. tentorio-mand. antérieur	9 m. tentorio-mandibularis	9 m. tentorio-mandibularis	8 m. tentorio-mandibularis	4.2.1.3. m. tentorio-mandibularis anterior	–	–	–
- (25b)	Q m. tentorio-mand. postérieur	10 m. tentorio-mandibularis	10 m. tentorio-mandibularis	9 m. tentorio-mandibularis	4.2.1.4. m. tentorio-mandibularis posterior	–	–	–
Maxille								
18 (4)	R m. tentorio-stipitaux	11 m. retractor stipitis	11 m. retractor stipitis	- *bei *Trichodectes* vorhanden (SYMMONS 1952)	4.3.1.2. m. retractor stipitis	M 24 m. tentorio-stipitalis	14 m. maxillaris secundus	–
19 (5)	RL m. rétr. du ciseau	16 m. retractor laciniae	16 m. retractor laciniae	11 m. retractor laciniae	4.3.1.3. m. retractor laciniae	M 22 m. cranio-lacinalis	13 m. laciniae	M 5 m. retr. laciniae
20 (6)	Lp_{1-3} m. protr. du ciseau	17 m. protr. laciniae	17 m. protr. laciniae	12 m. protr. laciniae	4.3.1.4. m. protr. laciniae	M 21 m. stipito-lacinalis	–	–
21 (7)	–	15 m. galea	15 m. galea	10 m. galea	4.3.1.1. m. galea	M 23 m. stipito-galealis	15 m. maxillaris tertius	M 4 m. galea
22 (10)	m_1 m. élévateur du 1[er] article	12 m. abductor palpi maxillaris	12 m. abductor palpi maxillaris	–	–	–	–	–
24 (-)	m_2, m'_2 m.élév. du 2[e] article	–	–	–	–	–	–	–
25-27 (-)	m_3 m. fléchisseur distal du palpe	13, 14 m. palpi maxillaris primus et secundus	13, 14 m. palpi maxillaris primus et secundus	–	–	–	–	–

Labium								
28 (38)	p m. sterno-mentaux distaux	18, 19 m. ventralis preamenti	18, 19 m. ventralis praementi	13, 14 m. ventralis praementi	4.4.1.1., 4.4.1.2. m. ventralis praementi	M 26 m. submento-praementalis	20 m.retractor praementi	M 7 m. retractor praementi
29+30 (35)	o m. tentorio-mentaux proximaux	20 m. lateralis praementi	20 m. lateralis praementi	15 m. lateralis praementi	4.4.1.3. m. lateralis praementi	M 27 m. tentorio-praementalis	21 m. labialis transversus	M 8 m. labialis transversus
31 (43)	j m. fléchisseurs lat. de la glossa	–	–	18 m. ventralis glossae	–	–	–	–
32 (42)	i fléchisseurs int. de la glossa	22 m. dorsalis glossae	22 m. dorsalis glossae	17 m. dorsalis glossae	4.4.1.5. m. dorsalis glossae	M29 m. praemento-glossalis	17 m. constrictor prae-menti postmentique obliquus	M 11 m. constrictor prae-menti postmentique obliquus
34 (45)	l m. fléchisseur externe	21 m. palpi labialis	21 m. palpi labialis	16 m. palpi labialis	4.4.1.4. m. palpi labialis	M 30 m. praemento-palpalis externus	18 m. constrictor prae-menti postmentique lateralis	M 12 m. constrictor prae-menti postmentique lateralis
38 (47)	h m. sterno-mentaux distaux	23 m. dorsalis praementi	23 m. dorsalis praementi	19 m. dorsalis praementi	4.4.1.. m. dorsalis praementi	M 31 m. dorsalis praementi	16 m. dorsalis praementi	M 10 m. dorsalis praementi
39 (46)	k m. mentaux-lateraux transverses	–	–	–	–	M 25 m. protractor labialis	19 m. protractor labialis	M 6 m. protractor labialis
Hypopharynx								
37 (71)	m	24 m. salivarii	24 m. salivarii	21 m. salivarii	5.1.1. m. salivarii	M 32 m. hypopharyngosalivaris	–	–
41 (74)	C_1, C_2, D, E_2 m. fronto-pharyng. m. fronto-pharyng. transverse m. épistomo-pharyng. externes	27 m. frontalis hypopharyngis	27 m. frontalis hypopharyngis	25, 34 m. frontalis hypo-pharyngis, m. fron-talis epipharyngis secundus	6.1.3. m. frontalis hypopharyngis	M 11 m. fronto-hypopharyngalis	6 m. frontohypo-pharyngalis	M 21 m. frontohypo-pharyngicus
42 (78)	r rétracteurs de l'hypopharynx	25 m. retractor hypopharyngis	25 m. retractor hypopharyngis	20 m. retractor hypopharyngis	6.1.1. m. retractor hypopharyngis	M 28 m. tentorio-hypopharyngalis	22 m. retractor hypopharyngis	M 9 m. retractor hypopharyngis

Nahrungskanal

	A,A´ m. clypéo-épipharyngiens	30, 32, 33, 34 m. clypeoepi-pharyngalis 1-4	30, 32, 32, 33a m. clypealis-epipharyngalis 1-4a	28. 29, 30 m. clypeo-epi-pharyngis 1-3	7.2.1.1.-7.2.1.3. m. clypeo-epi-pharyngalis	M 8 m. clypeo-palatalis	3a-d m. clypeo-epi-pharyngales -	M 15-18 m. clypeo-epi-pharyngicus 1-4
44 (82)	B m. clypéo-pharyngien	35 m. frontalis epi-pharyngis 2	33b m. clypealis-epipharyngalis 4b	31 m. clypeo-epi-pharyngis 4	7.2.1.4. m. clypeo-epi-pharyngalis 4	M 9 m. clypeo-buccalis	3e-f m. clypeo-epi-pharyngales	M 19 m. clypeo-epi-pharyngicus 5
45 (83)	E_1,F m. épistomo-pharyng. interne, m. fronto-pharyng. médian	36 m. radialis pharyngis dorsalis 1	36 m. fronto-epipharyngalis 2	35 m. radialis pharyngis dorsalis primus	7.2.1.7. m. frontalis-epi-pharyngalis sec.	M 10 m. fronto-buccalis anterior	–	_?
46 (84)	H m. pharyngiens postérieurs dorsaux	37, 38 m. radialis pharyngis dorsalis 2, 3	37, 38, 39 m. radialis pharyngis dorsalis primus, secundus et tertius	36,40 m. radialis pharyngis dorsalis secundus et tertius	8.1.1.,8.1.2.,8.1.3. m. radialis pharyngis dorsalis 1-3	M 13, M 14 m. fronto-buccalis post. m. fronto-buccalis lat.	7a-c m. radialis pharyngis dorsales	M 22, M 23 m.radialis pharyngis lateralis et dorsalis
48 (87)	z,x,y,u,v m. tentorio-oral méd. m. tentorio-oral lat. m. tentorio-pharyng. lateraux	26 m. posterior sitophori	26 m. posterior sitophori	22 m. posterior sitophori	6.1.2. m. posterior sitophori	M 12 m. tentorio-buccalis ant.	_?	M 24 m. radialis pharyngis ventralis
50 (88)	–	44-49 m. rad. pharyngis ventralis 1-5 m. rad. pharyngis lateralis 1	46-51 m. rad. pharyngis ventralis 1-5 m. rad. pharyngis lateralis 1	41 m. rad. pharyngis ventralis	8.1.7.,8.1.8. m. rad. pharyngis ventralis primus et secundus	M 15 m. tentorio-buccalis post.	8a-c m.radialis pharyngis ventrolaterales	M 25 m. radialis pharyngis ventrolateralis
52 (89+90)	–	50 m. rad. pharyngis lateralis 2	52 m. rad. pharyngis lateralis 2	42 m. rad. pharyngis lateralis	8.1.9. m. rad. pharyngis lateralis	–	–	–
51 (86)	–	–	–	–	–	HM Haltemuskel des Pharynx	9 m. radialis pharyngis dorsolateralis	–

Maxille: M. stipito-lacinialis; M. cranio-lacinialis; M. stipito-galealis; M. tentorio-stipitalis (?).

Labium: M. praemento-salivaris posterior (?) (Stechborstenprotraktor); M. submento-praementalis; M. tentorio-praementalis; M. praemento-glossalis; M. praemento-palpalis externus; M. praemento-salivaris anterior (?) („M. dorsalis praementi").

Salivarium: M. hypopharyngo-salivaris.

9. Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse sollen im Hinblick auf die noch andauernde Diskussion der Stellung der Anoplura im System der Phthiraptera und die Entstehung ihrer Stechborsten besprochen werden. Die Lacinia-Drüse, Stechborstenscheide und das Obturaculum werden in einen Funktionszusammenhang mit der Pro- und Retraktion der Stechborsten gebracht.

Die Ermittlung der systematischen Stellung in einem konsequent-phylogenetischen System (Hennig 1950) führt über den Grundplanvergleich derjenigen Gruppen, die im Verdacht stehen, gemeinsam eine natürliche Einheit zu bilden und die jeweils für sich genommen monophyletische Gruppen sind. Für diese Überlegungen werden die folgenden natürlichen Gruppen in Erwägung gezogen: Psocodea, Psocoptera, Phthiraptera, Amblycera, Ischnocera, Anoplura und Rhynchophthirina. Ihre Monophylie scheint hinreichend begründet zu sein (Königsmann 1960, Lyal 1985, Seeger 1975, 1979).

Den Angaben zum Grundplan der einzelnen Gruppen konnten Arbeiten über folgende Gattungen zugrunde gelegt werden.

Psocoptera: *Stenopsocus* (Badonnel 1934); *Lepinotus* (Prawdin 1932, Symmons 1952); *Trichopsocus* (Ribaga 1901).

Amblycera: *Myrsidea* (Buckup 1959); *Trimenopon* (Stöwe 1942); *Trinoton, Piagetiella, Laemobothrion, Gyropus, Heterodoxus* (Symmons 1952); *Pseudomenopon, Trochiloecetes* (Haub 1967, 1983); *Gliricola* (Risler & Geisinger 1965).

Ischnocera: *Bovicola* (Risler 1951); *Philopterus, Gonoides, Trichodectes* (Symmons 1952); *Ornithobius* (Haub 1971).

Rhynchophthirina: *Haematomyzus* (Weber 1969).

Anoplura: *Phthirus* (Hirsch 1986); *Haematopinus* (Ramcke 1965); *Neohaematopinus, Pediculus, Linognathus* (Stojanovich 1945).

9.1. Funktionskomplex Stechborstenscheide, Lacinia-Drüse, Obturaculum (Abb. 27)

Für die Erörterung des Stechvorganges sind folgende Sachverhalte von Bedeutung:

– Die den Kopf begrenzende Wandung umschließt nicht nur den eigentlichen Körperinnenraum, sondern auch die weite Praeoralhöhle, die mit dieser zusammenhängende Stechborstenscheide sowie die sackförmige Lacinia-Drüse. Praeoralhöhle, Stechborstenscheide und Lacinia-Drüsen bilden ein zusammenhängendes Raumsystem, das ausschließlich über die Haustellummündung und die ventrale, schlitzförmige Mundöffnung mit der „Außenwelt" in Verbindung steht.

– Die ventrale, schlitzförmige Mundöffnung wird erkennbar durch Anpressen des ventralen Membranwulstes an die Unterseite des Haustellum abgedichtet.

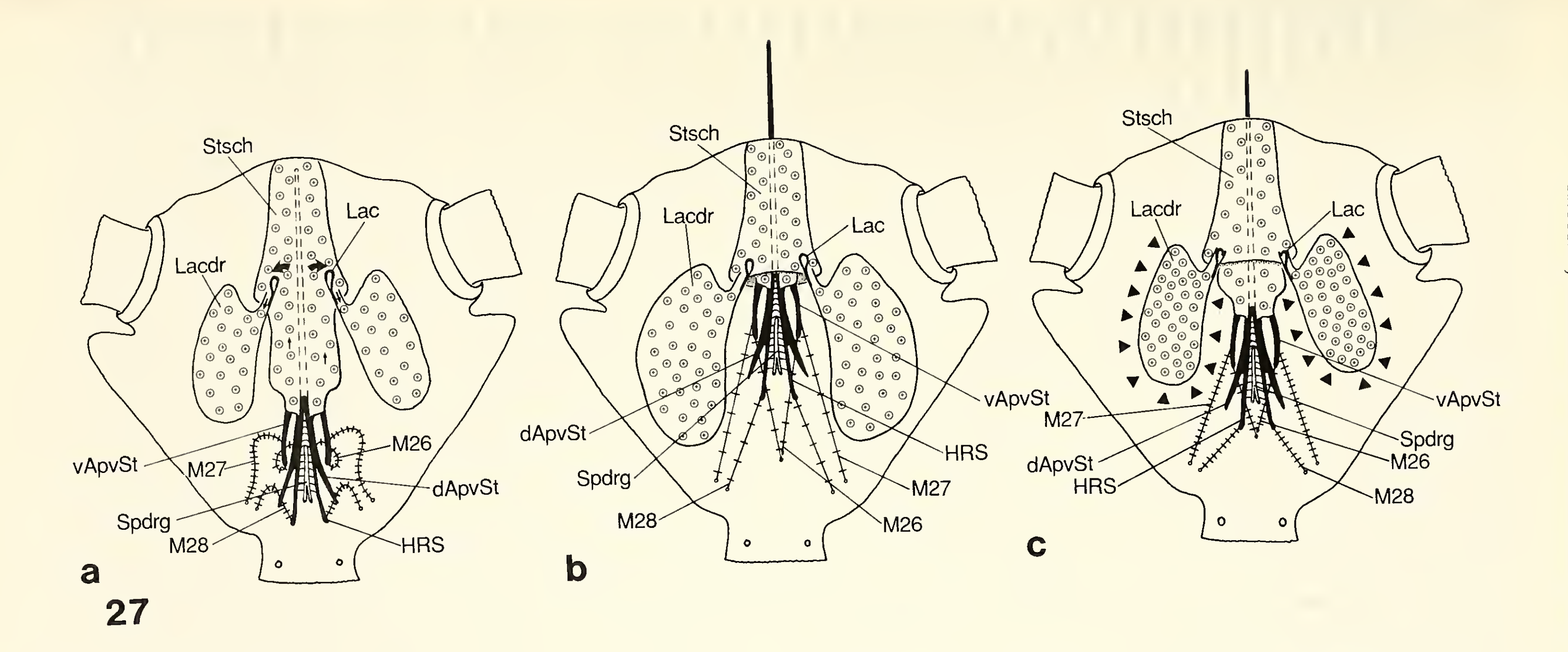


Abb. 27 a–c. Das Zusammenwirken von Stachelscheide und „Lacinia-Drüse“ beim Ein- und Ausfahren der Stechborsten. – a. Stechborsten im Ruhezustand, – b. Stechborsten maximal ausgefahren, – c. Stechborsten bis zur maximalen Verkürzung der Retraktormuskeln zurückgezogen. – Die *Pfeile* in a verdeutlichen den Weg der Luft beim Ausfahren der Stechborsten; die *Dreiecke* in c symbolisieren den Druck, der auf die Wand der Lacinia-Drüse wirkt.

– Das Haustellum kann sich offenbar den Stechborsten derart eng anlegen, daß jede Verbindung zwischen dem vorstehend beschriebenen Raumsystem und der „Außenwelt" unterbrochen wird.

– Das Hinterhauptsloch ist durch das Obturaculum verschlossen. Es wird angenommen, daß Haemolymphe aus dem Thorax nicht in den Kopf einströmen kann. Mit dem Ausfahren der Stechborsten rückt deren Basis und die mit dieser zusammenhängenden Membranen der Stechborstenscheide nach vorne (Abb. 27). Die Stechborstenscheide wird verkürzt (Abb. 27 b). Da sich das Volumen des Kopfinneren nicht durch Einströmen von Haemolymphe erweitern kann, muß sich die den Innenraum des Kopfes begrenzende Wandung an anderer Stelle nach innen verlagern. Es spricht vieles dafür, daß dieses durch Erweitern der Lacinia-Drüsensäcke erreicht wird (Abb. 27 b). Die Volumenzunahme der Lacinia-Drüsensäcke müßte demnach der Volumenabnahme der Stechborstenscheide entsprechen. Die Lacinia-Drüse wird als Ausgleichsraum der Stechborstenscheide gedeutet.

Da wir davon ausgehen müssen, daß Speichelflüssigkeit wohl kaum in die Praeoralhöhle übertreten kann, möchte ich annehmen, daß das Raumsystem Praeoralhöhle – Stechborstenscheide – Lacinia-Drüsen Luft enthält. Mit dieser Unterstellung ließe sich überdies dem Laciniasklerit eine plausible Funktion zuweisen. Es wäre denkbar, daß beim Verschieben der Stechborstenbasis die Luftfüllung der Lacinia-Drüse unter Druck gerät (Abb. 27 c). Wenn das Laciniasklerit als Ventil des Lacinia-Drüsensackes fungierte, könnte dieser nach seiner Erweiterung abgeklemmt werden. Der unter erhöhtem Druck stehende Inhalt wäre geeignet, in der letzten Phase der Stechborstenretraktion die Stechborstenscheide samt Stechborstenbasis wieder in die Ausgangslage zu drücken (Abb. 27 a), da die Verbindung des Raumsystems Praeoralhöhle – Stechborstenscheide – Lacinia-Drüsen gegen die „Außenwelt" an der Haustellummündung und der ventralen, schlitzförmigen Mundöffnung unterbrochen werden kann. So betrachtet wären auch die langen Schlingen der Stechborstenretraktoren bei zurückgezogenen Stechborsten nicht mehr rätselhaft (Abb. 27 a). Das hier vorgestellte Modell der möglichen Wirkungsweise der Lacinia-Drüse ist rein hypothetisch. Es soll die anatomischen Strukturen in einen funktionellen Zusammenhang bringen, dessen experimenteller Nachweis noch aussteht.

Meine Deutung der Funktion der Lacinia-Drüse von *Hybophthirus* deckt sich nur zum Teil mit den Vorstellungen, die Ramcke (1965) bei *Haematopinus* entwickelt hat. Er postulierte ein hydraulisches System zwischen Stechborstenscheide und Lacinia-Drüse, obgleich die hierfür notwendige Flüssigkeit bisher nicht nachzuweisen ist.

Die Anlage zur Entstehung der Lacinia-Drüse geht nach meiner Meinung bereits auf die letzte gemeinsame Stammart der Psocodea zurück. Durch die Verlängerung der Lacinia zu einem meißelförmigen Sklerit wird ihre Basis im Kopf nach hinten verlagert. Dabei stülpt sich ihre Verbindungsmembran zur Maxille ins Kopflumen ein und bildet eine Tasche für den basalen Abschnitt der Lacinia. Die sackartige Erweiterung der Skleritscheide und die Reduktion des Sklerites, vollzog sich dann nur in der Stammlinie der Phthiraptera. Dabei übernahm die Struktur vermutlich die oben für die Anoplura beschriebene Funktion. Welche Funktion die Lacinia-Drüse bei den Amblycera und Ischnocera hat, ist bislang noch ungeklärt. Möglicherweise steht sie im Zusammenhang mit der eigentümlichen Aufnahme kondensierten Wassers (Rudolph 1983).

9.2. Evolution der Stechborsten (Abb. 28)

Bei der Besprechung des Cibarium wurde darauf hingewiesen, daß in der Stammesgeschichte der Anoplura der Übergang zur flüssigen Ernährung offenbar vor der Ausbildung des typischen Stechborstenbündels erfolgte. Demnach muß zunächst ein anderes Stechwerkzeug vorhanden gewesen sein. Die Form der Mandibel von *Hybophthirus* (Abb. 18–19) läßt auf eine derartige, ursprüngliche Funktion der Mandibel der Anoplura schließen. In ihrer jetzigen Gestalt kommt sie jedoch als Stechwerkzeug nicht mehr in Betracht. Wenn man sich aber die strukturellen Besonderheiten bei den Anoplura – besonders den Haustellum-Proboscis-Komplex und die Verwachsung der Mandibel mit dem medianen Membranwulst – wegdenkt, so erhält man einen kanülenartigen Stachel, dessen Spitze nach vorne über die Kopfkapsel hinausragt. Durch die Lage der Gelenkachse und die Zugrichtung der Muskulatur wäre eine Vor- und Rückbewegung der Mandibelspitzen und damit eine Stechbewegung vorstellbar.

Nachdem die hypopharyngale und labiale Stechborste ausgebildet war, hat sich vermutlich die Mandibel von *Hybophthirus* anders weiterentwickelt als diejenige aller anderen Anopluren. Bei *Hybophthirus* wurde die Galea anstelle der Mandibel zum Blutüberleitungstrakt. Dies ist möglicherweise dafür verantwortlich, daß die Mandibel von *Hybophthirus*, zumindest in ihrer Gelenkung und Bewegungsmöglichkeit, in einem relativ ursprünglichen Zustand erhalten blieb. Bei den übrigen Anoplura wurde sie in mehrere Sklerite aufgelöst, behielt aber den M. internus mandibulae, der bei *Hybophthirus* völlig verschwunden ist. So konnten aus der Kombination beider Mandibelformen Einzelheiten des Grundplanes der Anoplura-Mandibel weitgehend rekonstruiert werden (siehe Kapitel 3.).

Das Labium bildet bei *Hybophthirus* die ventrale Stechborste und den Boden der Stechborstenscheide. Ebenso wird der ventromediane Membranwulst des Vorderkopfes, welcher die Praeoralhöhle von unten verschließt und der mittlere Kopfboden vom Labium gebildet. Wie bei den Ischnocera liegen die hinteren Tentorialgruben im hinteren Teil der Kopfkapsel. Davor liegt das Postmentum, das wie bei den Amblycera und Ischnocera mit der Kopfkapsel verwachsen ist. Die seichten Eindrücke der ventralen Apodeme des „Limes labialis“ und der Hinterrand des ventromedianen Membranwulstes markieren das Vorderende des Postmentum. Alle folgenden Teile werden vom Praementum gebildet, welches durch die Stechborstenentwicklung stark verlängert wurde. Um diese enorme Streckung des Praementum zu verdeutlichen, sollen im folgenden die vermuteten Abläufe in der Stammlinie der Anoplura, die zur Entstehung und Entwicklung der Stechborsten geführt haben, dargestellt werden.

Ausgangspunkt meiner Überlegungen ist die prognathe Kopfkapsel, so wie sie im Grundplan der Phthiraptera (KÖNIGSMANN 1960) vorliegt (Abb. 28 a). Das Postmentum ist mit der Kopfkapsel verschmolzen, das Praementum ist frei und beweglich. Mit dem Beginn der stechend-saugenden Ernährungsweise, bei der zunächst noch die Mandibel als Stechwerkzeug eine Rolle spielte, wurde das Praementum angehoben und eng an die Unterseite des Hypopharynx angelegt. Dadurch kam ein Speichelkanal zustande, der die Sekrete der Labialdrüsen aus der Speicheltasche gezielt weitertransportieren konnte.

Durch die Verlängerung der rostralen Enden von Hypopharynx und Praementum mündete der Speichelkanal in unmittelbare Nähe der Spitzen der primären Stech-

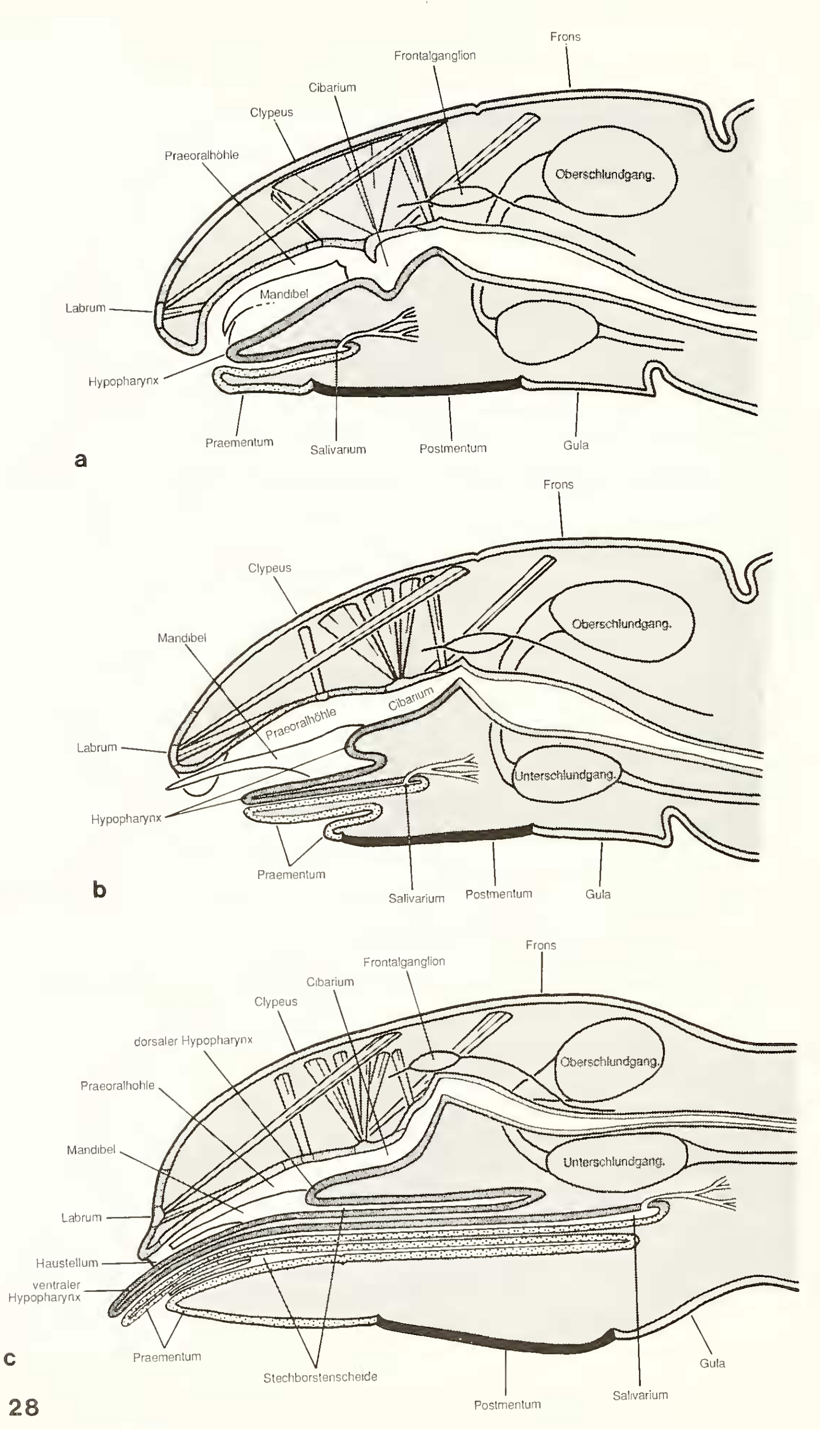


Abb. 28 a–c. Evolution der Stechborsten der Anoplura; schematische Medianschnitte. – a. Grundplan Phthiraptera (nach Stöwe 1942 und Symmons 1952), – b. Hypothetisches Zwischenstadium, – c. Grundplan Anoplura (nach Weber 1969 verändert).

werkzeuge aus. Dieser Zustand liegt im Prinzip heute noch bei *Hybophthirus* bei zurückgezogenem Stechborstenbündel vor. Die weitere Verlängerung des Speichelkanales diente vermutlich zunächst dazu, die Sekrete der Speicheldrüsen noch tiefer in die von der Mandibel erzeugten Wunden einzubringen. Um die primären Stechwerkzeuge nicht zu behindern, war nun gleichzeitig die Fähigkeit zur Pro- und Retraktion des Praemento-Hypopharyngal-Traktes erforderlich.

Die morphologischen Befunde bei *H. notophallus* lassen erkennen, daß das Praementum diese Beweglichkeit durch die Verlängerung der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum erhielt. Damit war die Verschiebung der ventralen Basis des Praementum gegenüber dem starr mit der Kopfkapsel verwachsenen Postmentum in einem größeren Umfang möglich. Wurde nun das Praementum zurückgezogen, so lag sein Hinterrand über dem Postmentum (Abb. 28 b). Die verbindende Gelenkmembran spannte sich vom ventralen Hinterrand des Praementum zwischen Post- und Praementum nach vorne zum Vorderrand des starren Postmentum. Die Außenfläche der Membran bildete jetzt bereits die erste Vorstufe des Stechborstenscheidenbodens. Mit zunehmender Verlängerung des Speichelkanals mußte die Gelenkmembran im gleichen Maße folgen, um eine vollständige Retraktion zu gewährleisten. Damit streckt sich auch die Verbindungsmembran (Stipesrudiment) des Praementum mit der Galea, die ortsfest bleibt. Diese Membran bildet bei *Hybophthirus* die Seitenwand der Stechborstenscheide.

Zusätzlich wird nun auch die Praeoralhöhle ventral verschlossen. Wiederum ist daran hauptsächlich die Gelenkhaut zwischen Post- und Praementum beteiligt. Vom Vorderrand des Postmentum schiebt sich die Membran doppellagig, zungenförmig zwischen die peristomalen Kopfränder und die ventralen Mandibelbasen nach vorne und bildet den ventromedianen Membranwulst der vorderen Kopfkapsel. Zunächst wurde dieser zungenförmige Lappen durch eine bogenförmige Skleritleiste gestützt. Diese ist bei *Hybophthirus* als ventrale Apodeme des „Limes labialis“ und parabelförmige Stützleiste im Boden der vorderen Stechborstenscheide (Praeoralhöhle) erhalten.

Schließlich verwachsen die Seitenränder der Membranzunge mit den hypostomalen Randlappen der Kopfkapsel und den ventralen Mandibelkörpern und bilden den ventromedianen Verschluß der Praeoralhöhle. Dieser Zustand ist bei *Hybophthirus* erreicht. Die aufgelösten Seitenwände des ventralen Membranwulstes und des hypostomalen Randlappens entlang ihrer Verwachsungszonen sind bei *Hybophthirus* und *Haematopinus* teilweise noch als vertikale Ligamente erhalten.

Durch den Einbau eines Teiles der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum in den ventralen Verschluß der Praeoralhöhle, besteht ein funktioneller Unterschied zwischen dem beweglichen Abschnitt (Stechborstenscheidenboden) und dem erzwungenermaßen ortsfesten Abschnitt (ventromedianer Membranwulst) der ehemaligen Gelenkmembran. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten liegt bei *Hybophthirus* über dem Vorderende des Postmentum und ist als tiefe Querfurche („Limes labialis“) im Boden der Stechborstenscheide gegeben.

Der „Limes labialis“ ist nicht, wie vielfach vermutet (Ferris 1951, Ramcke 1965, Risler 1965, Stojanovich 1945), der Hinterrand des Labium, sondern die Grenze zwischen zwei funktionell verschiedenen Abschnitten der Postmentum-Praementum-Verbindung. Die Entstehung der ventralen Stechborste ist somit vermutlich auf die sukzessive Verlängerung des Speichelkanals zurückzuführen, zu der das Labium

durch Verlängerung und Verlagerung des Praementum und Streckung der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum beitrug.

Die Entwicklung der dorsalen Stechborste erfolgte parallel zur Entstehung der ventralen Stechborste. Die Trennung des ventralen Abschnittes des Hypopharynx von seinem dorsalen Abschnitt durch eine tiefe, horizontale Längsfalte läßt sich auf die gleichen Ursachen zurückführen, die oben für die Entstehung der ventralen Stechborste angeführt wurden.

9.3. Systematische Stellung der Anoplura im System der Phthiraptera (Abb. 29)

Die systematische Stellung der Anoplura im System der Phthiraptera kann noch nicht schlüssig geklärt werden. Es liegen zwei Hypothesen vor: Kim & Ludwig (1982) einerseits, Königsmann (1960), Lyal (1985) anderseits. Beide beruhen auf Analysen nach der konsequent-phylogenetischen Methode und nehmen für sich in Anspruch – die Richtigkeit der Synapomorphien vorausgesetzt – die tatsächlichen genealogischen Verhältnisse wiederzugeben. Für beide Hypothesen konnte ich neue Merkmale finden. Zunächst sollen alle Merkmale, die zur Stützung der vorliegenden Hypothesen angeführt wurden vorgestellt werden, ergänzt durch die von mir gefundenen Merkmale. Danach werden diese Merkmale, soweit sie den Kopf betreffen, anhand der herausgearbeiteten Grundplanmerkmale kritisch geprüft.

9.3.1. Hypothese 1: Anoplura als Schwestergruppe der „Mallophaga" („Mallophaga" = Amblycera + Ischnocera + Rhynchophthirina) (Kim & Ludwig 1982)

Für die Begründung der Mallophaga als monophyletische Gruppe konnten die beiden Autoren nur ein einziges abgeleitetes Merkmal anführen.

1. Die Labialdrüsen sind vom Thorax in den Kopf verlagert.

Eine weitere Gemeinsamkeit ist (siehe Kapitel 8.5.3.):

2. Reduktion des M. praemento-salivaris posterior.

– Die Labialdrüsen liegen im Grundplan aller Teilgruppen der Phthiraptera im Thorax. Diese vermeintliche „Synapomorphie" (Merkmal 1) beruht auf einer Verwechslung der Labialdrüsen mit den ovalen Skleriten (Lyal 1985). – Die Reduktion des M. praemento-salivaris posterior (Merkmal 2) tritt dagegen bei allen bisher untersuchten Vertretern der Amblycera, Ischnocera und Rhynchophthirina auf. Es kann jedoch in diesem Falle Konvergenz vorliegen, da alle diese Gruppen die Tentdenz für Praementum-Reduktion zeigen.

9.3.2. Hypothese 2: Anoplura als Schwestergruppe der Ischnocera (Königsmann 1960, Lyal 1985)

Zur Begründung der Monophylie der Anoplura + Ischnocera wurden von Königsmann (1960: 709) folgende abgeleitete Merkmale angeführt:

1. Fühler homonom segmentiert,
2. Ausbildung eines Obturaculum (siehe Kapitel 3.2.1.),
3. Ausbildung von Spiraculumdrüsen,
4. Besitz von Symbionten,
5. Zahl der Hodenfollikel von 3 auf 2 reduziert,
6. Anzahl der Ommatidien der Komplexaugen von 2 auf 1 reduziert.

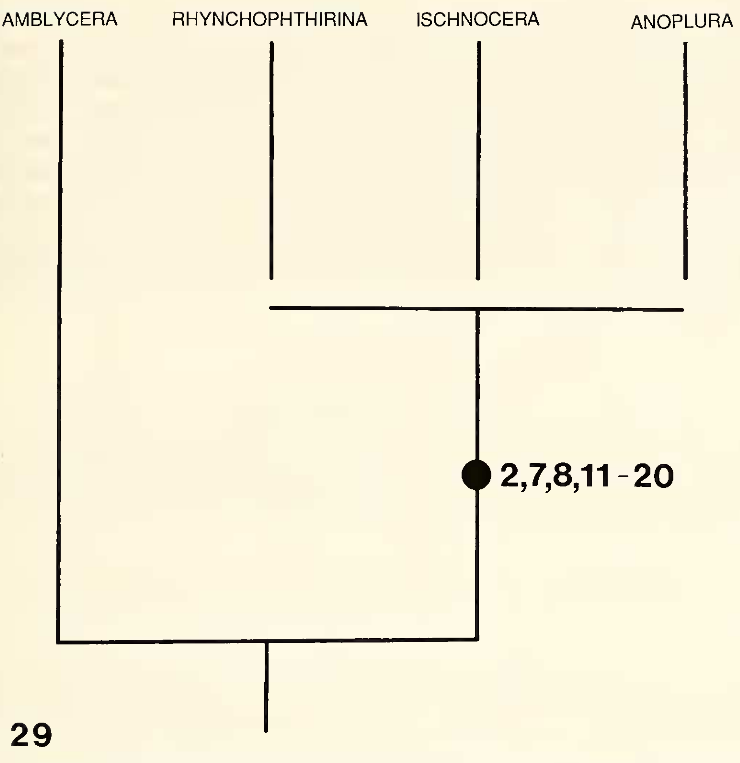


Abb. 29. Kladogramm der Hauptgruppen der Phthiraptera. Abgeleitete Merkmale sind durch ● symbolisiert; die Ziffern entsprechen der Numerierung der Merkmale in Kapitel 9.3.2.

LYAL (1985: 155 f.) konnte diesen Merkmalen die weiteren hinzufügen:

7. Ausbildung von tassenförmigen Antennalsensillen,
8. Ausbildung der Occipitalapophysen (3.1.3.),
9. Verlagerung des Ansatzes der Antennenmuskeln auf die dorsale Kopfkapsel,
10. Mesonotum und Metanotum miteinander verwachsen,
11. Reduktion der Maxillarpalpen (3.6.1.).

In der vorliegenden Untersuchung wurden folgende abgeleitete Grundplanmerkmale der Anoplura + Ischnocera festgestellt:

12. Die ventralen Kopfbeweger sind von der Tentorialbrücke abgerückt (3.1.2., 3.1.3.),
13. Kopftracheen von 2 Paar auf 1 Paar reduziert (5.1.),
14. Corpus cardiacum und Corpus allatum miteinander verwachsen (6.1.),
15. Ast des N. maxillaris zum Corpus cardiacum (6.1., 8.4.2.),
16. Reduktion der Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Tentorialarmen (3.1.2., 3.1.3.),
17. M. remotor scapi reduziert (8.1.3.),
18. Palpenmuskeln der Maxille reduziert (8.4.3.),
19. Stipes zu einer Membran reduziert (3.6.1.),
20. „Ligament of Denis“ (SYMMONS 1952) reduziert (3.2.1.).

Die Merkmale 2, 7, 8 und 11–20 sind wahrscheinlich gemeinsam abgeleitete Merkmale der Ischnocera und Anoplura. – Die homonome Segmentierung der Fühler (Merkmal 1) ist plesiomorph, da sie aus dem Grundplan der Phthiraptera übernommen wurde. – Die Reduktion der Ommatidien (Merkmal 6) tritt auch bei Vertretern der Amblycera auf (LYAL 1985) und kann deshalb wegen Konvergenzverdachtes nicht herangezogen werden. – Der Ansatz der Antennenmuskulatur (Merkmal 9) ist zwar in den verschiedenen Gruppen der Ischnocera und Anoplura auf die dorsale Kopfkapsel verlagert, liegt aber im Grundplan der Anoplura, wie bei *Hybophthirus* gezeigt werden konnte, auf dem Tentorium. Dieses Merkmal ist also mit hoher Wahrscheinlichkeit innerhalb der Anoplura, Ischnocera und Rhynchophthirina mehrfach konvergent entstanden.

9.3.3. Schlußfolgerungen

Stellt man die beiden Hypothesen einander gegenüber, so scheint die zweite weitaus besser gesichert zu sein. Sie wird durch die Merkmale 2, 3, 4, 8, 10 und 14 von Neubildungen gestützt, bei denen Konvergenz weniger wahrscheinlich ist, als bei der Reduktion des Merkmals 2 der Hypothese 1.

9.4. Bemerkungen zur Stellung der Rhynchophthirina im System der Phthiraptera

Haematomyzus ist im Bau des Kopfes (WEBER 1969, RISLER & PRUSKO 1976) von zahlreichen Autapomorphien geprägt. Es ist nicht zu entscheiden, ob die übereinstimmenden Reduktionen mit den Anoplura und Ischnocera verschiedenen oder gleichen Ursprunges sind. Jedoch hat *Haematomyzus* ein Obturaculum, Occipitalapophysen und eine Verbindung zwischen dem N. maxillaris und dem C. cardiacum wie die Anoplura und Ischnocera, so daß eine nähere Verwandtschaft der Rhynchophthirina mit den Anoplura und Ischnocera eher angenommen werden kann.

In dieser Dreiergruppe nimmt LYAL (1985: 153 f.) eine engere Verwandtschaft zwischen den Anoplura und den Rynchophthirina an. Er stützt diese Hypothese auf folgende gemeinsame Merkmale:

a) Verlust der hinteren Tentorialgruben,
b) keine Lacinia-Drüse,
c) Reduktion der hinteren Tentorialarme,
d) Ursprung der Antennenmuskeln auf die dorsale Kopfkapsel verschoben,
e) Prognathie der Mundwerkzeuge,
f) Kopf fest mit dem Thorax verbunden,
g) Verlust des Gelenkes zwischen Prothorax und Vordercoxa,
h) Unterdrückung der lateralen Cervicalsklerite.

Aufgrund meiner Untersuchungen zum Grundplan der Phthiraptera und Anoplura ergibt sich jedoch folgende neue Sachlage: – Die hinteren Tentorialgruben (Merkmal a) und die hinteren Tentorialarme (c) sind im Grundplan der Anoplura vorhanden. – Eine Lacinia-Drüse (b) ist im Grundplan der Anoplura ausgebildet und die Antennenmuskeln (d) entspringen alle auf dem vorderen Tentorialarm, der ebenfalls zum Grundplan der Anoplura gehört. – Die prognathen Mundwerkzeuge (e) sind ein Grundplanmerkmal der Phthiraptera und deshalb bezüglich der Anoplura und Rynchophthirina plesiomorph. – Die feste Verbindung zwischen Kopf und Thorax (f) dient vermutlich der Stabilisation des Kopfes bei der Nahrungsauf-

nahme (LYAL 1985). Der Mechanismus und vermutlich auch die Entwicklung der Art der Nahrungsaufnahme in beiden Gruppen ist jedoch völlig verschieden. Daher muß für dieses Merkmal (f) mit hoher Wahrscheinlichkeit eine konvergente Entstehung bei den Anoplura und Rynchophthirina angenommen werden. – Für die hinteren Tagmata der Anoplura wurde noch kein Grundplan ausgearbeitet; doch ist mit Sicherheit ein pleurales Hüftgelenk im Prothorax (Merkmal g) für den Grundplan der Anoplura anzunehmen (TRÖSTER in Vorbereitung).

Die Stellung der Rhynchophthirina innerhalb der Dreiergruppe (Anoplura, Ischnocera, Rhynchophthirina) ist nach meiner Ansicht sehr unsicher (Abb. 29) und ihre Klärung bedarf weiterer Forschung.

10. Literatur

BADONNEL, A. (1934): Recherche sur l'anatomie des Psoques. – Bull. biol. Fr. Belg. (Suppl.) **18**: 1–241; Paris.

BUCKUP, L. (1959): Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (Mallophaga, Amblycera). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) 77: 241–288; Jena.

CAZAL, E. (1948): Les glandes endocrines rétro-cérebrales des insects. – Bull. biol. Fr. Belg. (Suppl.) **32**: 1–227; Paris.

CHOLODKOVSKY, N. (1905): Zur Kenntnis der Mundwerkzeuge und Systematik der Pediculiden. – Zool. Anz. **28**: 368–370; Leipzig.

COPE, O. B. (1940): The morphology of *Psocus confraternus* Banks (Psocoptera, Psocidae). – Microentomology **5** (4): 91–115; Stanford.

ENDERLEIN, G. (1904, 1905): Über die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren nebst Bemerkungen zur Systematik der Insektenordnungen. – Zool. Anz. **28**: 121–147, 220–223, 626–638; **29**: 192–194, 659–665; Leipzig.

FERNANDO, W. (1933): The development and homologies of the mouthparts of the headlouse. – Q. Jl microsc. Sci. (NS) **76**: 231–243; London.

FERRIS, G. F. (1951): The sucking lice. – Mem. Pacif. Cst ent. Soc. **1**: 1–320; San Francisco.

FLORENCE, L. (1921): The hog louse, *Haematopinus suis* Linné: Its biology, anatomy and histology. – Mem. Cornell. Univ. agric. Exp. Stn. **51**: 635–743; Ithaca N. Y.

GOUIN, F. J. (1968): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und Myriapoden. IV. Die Struktur des Kopfes. – Fortschr. Zool. **19**: 194–282; Jena.

HAUB, F. (1967): Der Kopf von *Pseudomenopon pilosum* (Mallophaga, Amblycera). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **84**: 493–558; Jena.

– (1971): Der Kopf von *Ornithobius cygni* (Denny) (Mallophaga, Ischnocera). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **88**: 450–504; Jena.

– (1972): Das Cibarialsklerit der Mallophaga-Amblycera und der Mallophaga-Ischnocera (Kellogg) (Insecta). – Z. Morph. Ökol. Tiere **73**: 249–261; Berlin.

– (1973): Das Cibarium der Mallophagen, Untersuchungen zur morphologischen Differenzierung. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **90**: 483–525; Jena.

– (1980): Letter to the editors: concerning „Phylogenetic Relationship of Parasitic Psocodea and Taxonomic Position of the Anoplura" by K. C. KIM and H. W. LUDWIG. – Ann. ent. Soc. Am. **73** (1): 3–6; Columbus.

– (1983): Untersuchungen zum Bau des Kopfes bei blutsaugenden Mallophagen der Gattung *Trochiloecetes* Paine und Mann, 1913. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **109**: 237–275; Jena.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – 370 S.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).

– (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. Ent. **3**: 1–85; Berlin.

HIRSCH, F. (1986): Die Mundwerkzeuge von *Phthirus pubis* L. (Anoplura). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **114**: 167–204; Jena.

KÉLER, S. VON (1957): Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. – Z. ParasitKde. **18**: 55–160; Berlin.

– (1961): Mandibelrudimente der Anopluren und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. – Beitr. Ent. **11**: 930–942; Berlin.

– (1962): Mandibelrudimente der Anóplurен und ihre syngenische Bedeutung. II. Vollwertige Mandibeln bei *Hybophthirus notophallus* Neumann. – Z. ParasitKde. **22**: 151–175; Berlin.

– (1963): Entomologisches Wörterbuch. – 3. Aufl., 679 S.; Berlin.

– (1966): Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung. III. Bau des Stachels und seine Funktion. – Z. ParasitenKde. **27**: 287–316; Berlin.

Kim, K. C. & H. W. Ludwig (1978): Phylogenetic relationship of parasitic Psocodea and taxonomic position of the Anoplura. – Ann. ent. Soc. Am. **71** (6): 910–922; Columbus.

– (1982): Parallel evolution, cladistic and classification of parasitic Psocodea. – Ann. ent. Soc. Am. **75** (5): 537–578; Columbus.

Königsmann, E. (1960): Zur Phylogenie der Parametabola unter besonderer Berücksichtigung der Phthiraptera. – Beitr. Ent. **10**: 705–744; Berlin.

Ludwig, H. W. & B. Schmidbauer (1967): Safraninfärbung für Mazerationspräparate von Anopluren und anderen Kleinarthropoden. – Mikrosk. **21**: 323–327; Wien.

Lyal, C. H. C. (1985): Phylogeny and classification of the Psocodea with particular reference to the lice (Psocodea: Phthiraptera). – Syst. Ent. **10**: 145–165; London.

Matsuda, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. – Mem. Am. ent. Inst. **4**: 1–334; Ann Arbor.

Mickoleit, E. (1963): Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Thysanopteren. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **81**: 101–150; Jena.

Peacock, A. D. (1918): The structure of the mouthparts and the mechanism of feeding in *Pediculus humanus*. – Parasitology **11**: 98–117; pl. **VI**; Cambridge.

Piotrowsky, F. (1953): The embryological development of the body louse *Pediculus vestimenti* Nitzsch – Part 1. – Acta parasit. pol. Warzawa **1**: 61–84, 18 figs.; Warzawa.

Prawdin, T. (1932): Beiträge zur Kenntnis des Baus des Kopfes der Insekten. Zum Bau des Kopfes der Copeognathen. – Zool. Zh. **14**: 159–172; Moskau.

Ramcke, J. (1965): Kopf der Schweinelaus (*Haematopinus suis* L., Anoplura). – Zool. Jb. (Abt. Anat). **82**: 547–663; Jena.

Ribaga, G. (1901): Anatomia del *Trichopsocus dalii*. – Riv. Patol. veg. **9**: 130–176; pls I–VI; Padova.

Risler, H. (1951): Der Kopf von *Bovicola caprae* (Gurlt) (Mallophaga). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **71**: 325–374; Jena.

– (1957): Der Kopf von *Thrips physapus* L. (Thysanoptera, Terebrantia). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **76**: 251–301; Jena.

– (1965): Die Mundgliedmaßen der Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus* und ihr Beitrag zur Morphologie der Tierläuse. – Z. Naturf. **20b**: 359–365; Tübingen.

Risler H. & K. Geisinger (1965): Die Mundwerkzeuge von *Gliricola gracilis* N. (Mallophaga – Amblycera), ein Beitrag zur Kopfmorphologie der Tierläuse (Phthiraptera). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) 82: 532–546; Jena.

Risler H. & P. Prusko (1976): Die Innervierung der Mundgliedmaßen von *Haematomyzus elefantis* Piaget 1869 (Phthiraptera: Rhynchophthirina). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **96**: 269–279; Jena.

Rudolph, D. (1982a): Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. – J. Insect Physiol. **28**: 111–121; Oxford.

– (1982b): Site, process and mechanism of active uptake of water vapour from the atmosphere in the Psocoptera. – J. Insect Physiol. **28**: 205–212; Oxford.

– (1983): The water vapour uptake system of the Phthiraptera. – J. Insect Physiol. **29**: 15–25; Oxford.

Schölzel, G. (1937): Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. – Z. ParasitKde. **9**: 730–770; Berlin.

Seeger, W. (1975): Funktionsmorphologie an Spezialbildungen der Fühlergeißel von Psocoptera und anderen Paraneoptera; Psocodea als monophyletische Gruppe. – Z. Morph. Ökol. Tiere **81**: 137–159; Berlin.

– (1979): Spezialmerkmale an Eihüllen und Embryonen von Psocoptera im Vergleich zu anderen Paraneoptera (Insecta); Psocoptera als monophyletische Gruppe. – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) **329**: 1–57; Stuttgart.

SIKORA, H. (1916): Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Biologie der Kleiderlaus. – Dt. tropenmed. Z. 20: 1–76; Leipzig.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. – 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).

– (1944): The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. – Smithson. misc. Collns **104**: 1–113; Washington D. C.

STÖWE, E. (1942): Der Kopf von *Trimenopon jenningsi* Kellog und Paine (Mallophaga). – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **68**: 176–226; Jena

STOJANOVICH, C. J. (1945): The head and mouthparts of the sucking lice (Insecta, Anoplura). – Microentomology **10**: 1–46; Standord.

SYMMONS, S. (1952): Comparative anatomy of the Mallophagan head. – Trans. zool. Soc. Lond. (B) **27**: 349–436; London.

VOGEL, R. (1921): Zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Stachels und des Vorderdarms der Kleiderlaus. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **42**: 229; Jena.

WEBB, J. E. (1948): Eyes in the Siphunculata. – Proc. zool. Soc. Lond. **118**: 575–577; London.

WEBER, H. (1938): Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea. 1. Die Labialdrüsen der Copeognathen. – Zool. Jb. (Abt. Anat.) **64**: 243–286; Jena.

– (1939): zitiert nach KÖNIGSMANN (1960): Zur Phylogenie der Parametabola. – Beitr. Ent. 10: 705–744; Berlin.

– (1969): Die Elefantenlaus *Haematomyzus elefantis* Piaget. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse. – (Hrsg. von P. WENK). – Zoologica, Stuttg. **116**: 1–155; Stuttgart.

WEBER, H. & H. WEIDNER (1974): Grundriß der Insektenkunde. – 640 pp.; Stuttgart (Fischer).

WEIDNER, H. (1972): Copeognatha (Psocodea). – Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/16: 1–94; Berlin (DeGruyter).

– (1982): Morphologie, Anatomie und Histologie. – Handbuch der Zoologie 4 (2) 1/11: 1–531; Berlin (DeGruyter).

YOUNG, J. H. (1953): Embryology of the mouthparts of Anoplura. – Microentomology **18**: 85–133; Standord.

Anschrift des Verfassers:

Dr. GERT TRÖSTER, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt/M. 1.